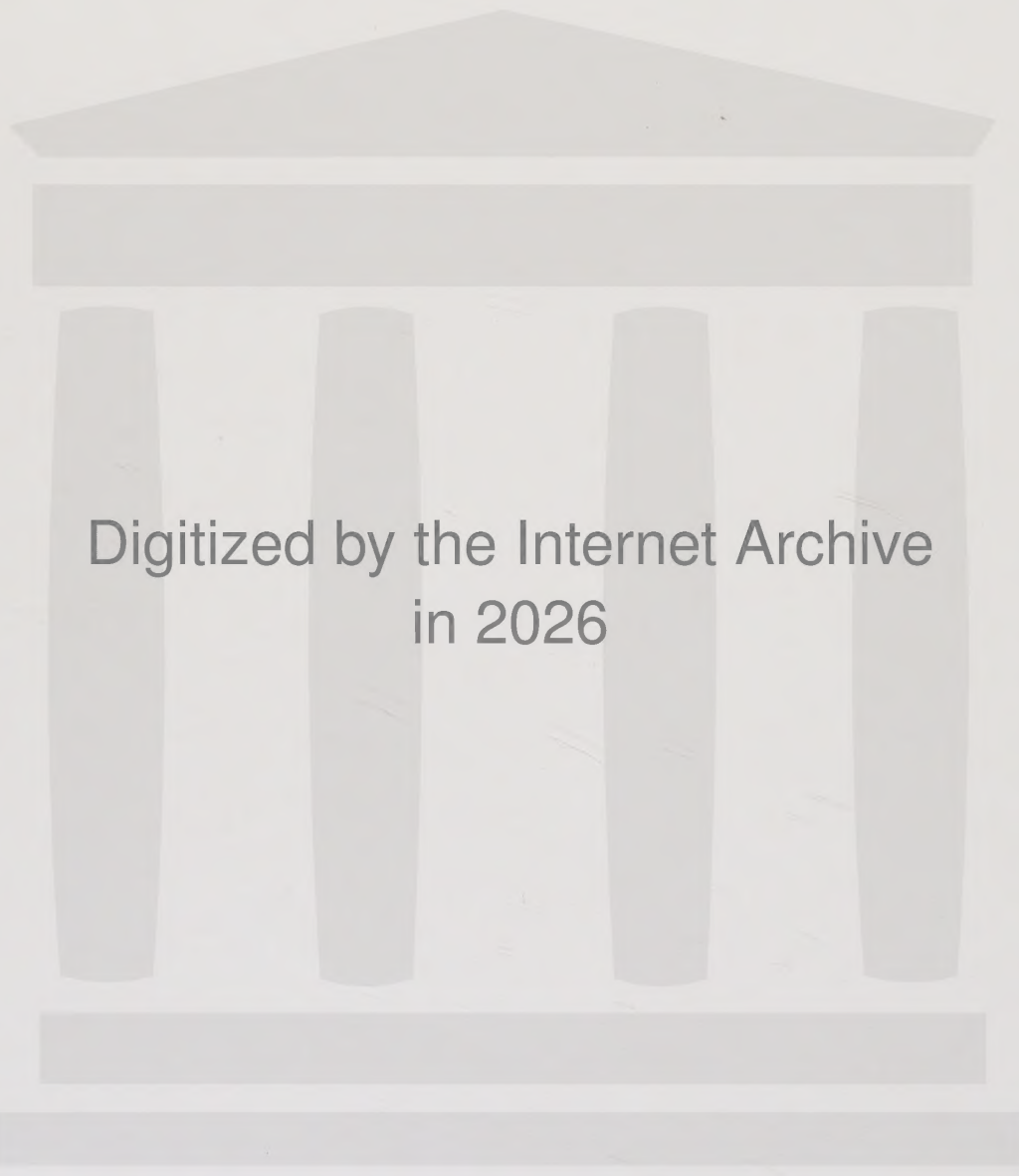


UNIVERSITÉ DE RENNES

Jean BERNARD

Étude électrophysiologique de récepteurs impliqués dans l'orientation
vers l'hôte et dans l'acte hématophage chez un Hémiptère :
Triatoma infestans.

1974



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553611_0012

SÉRIE : C
N° D'ORDRE : 194
N° DE SÉRIE : 55
N° AUX ARCHIVES DU CENTRE
DE DOCUMENTATION DU C.N.R.S.
A.O. 10. 311.

THESE

présentée devant

L'UNIVERSITÉ DE RENNES

U.E.R. Sciences Biologiques

U.E.R. Sciences du Comportement et de l'Environnement

pour obtenir

Le grade de Docteur ès-Sciences Naturelles

par

Jean BERNARD

Étude électrophysiologique de récepteurs impliqués dans l'orientation
vers l'hôte et dans l'acte hématophage chez un Hémiptère :
Triatoma infestans.

Soutenue le 7 Octobre 1974 devant la Commission d'Examen

MM. G. RICHARD

Professeur à l'Université de Rennes

Président

P. RAZET

Professeur à l'Université de Rennes

J. CHANEL

Professeur à l'Université de Lyon

Examineurs

R.A. STEINBRECHT

Professeur à l'Université de Munich

J.J. CALLEC

Chargé d'Enseignement à
l'Université de Rennes



UNIVERSITE DE RENNES

U.E.R. SCIENCES ET PHILOSOPHIE

Doyens Honoraires

M. MILON Y.
M. TREHIN R.
M. SCHMITT M.
M. LE MOAL H.
M. MARTIN Y.
M. BOCLE J.

Professeurs Honoraires

M. FREYMAN R.
M. HAGENE P.
M. ROHMER R.
M. TREHIN R.
M. SALMON - LEGAGNEUR F.
M. des ABBAYES H.
M. MILON Y.

Maîtres de Conférences Honoraires

M. GRILLET L.
M. LECRECO A.

Mathématiques

Professeurs

M. GUERINDON Jean
M. METIVIER Michel
M. GIORGIUTTI Italo
M. TOUGERON Jean-Claude
M. MIGNOT Alain
M. HOUDEBINE Jean
M. KEANE Michaël
M. BOULAYE Guy

Maîtres de Conférences & Chargés de Cours

M. BERTHELOT Pierre
M. BREEN Lawrence
M. CAMUS Jacques
M. CONZE Pierre
M. FERRAND Daniel
M. GUIVARC'H Yves
M. LE GOUPIL Jean
M. LERMAN Israël
M. NEDELEC Jean-Claude
M. TRILLING Laurent
M. VERJUS Jean-Pierre

Physique

M. VACHER Michel
M. VIGNERON Léopold
M. LE BOT Jean
Mme ROBIN née SALOMOND
M. ROBIN Stéphane
M. LE MONTAGNER Serge
M. MEVEL Jean-Yves
M. MEINNEL Jean
M. REGENSTREIF Edouard
M. BRUN Pierre
M. LE ROUX Emile
M. DUBOST Gérard
M. ARQUES Pierre-Yves
M. HAEUSLER Claude
M. NUSIMOVICI Michel

M. GUIDINI J.
M. DECAMPS E.A.

Professeurs

Maîtres de Conférences & Chargés de Cours

Chimie

M. VENE Jean
M. LE MOAL Henri
M. LEVAS E.
M. PELTIER Daniel
M. PRIGENT J.
M. FOUCAUD André
M. LANG Jean
M. CARRIE R.
M. GUERILLOT Claude-Roger
M. KERFANTO Michel (E.N.S.C.R.)
M. DABARD René
M. GRANDJEAN Daniel
M. LUCAS Jacques
M. MARTIN Guy

M. TALLEC André

Chimie Biologique

M. JOUAN Pierre
M. DUVAL Jacques

Géologie

M. COGNE Jean
Mlle DURAND Suzanne
M. BOILLOT Gilbert

M. HAMEURT Jean-Marie
M. LARDEUX Hubert

Zoologie

M. RICHARD Gaston
M. MAILLET Pierre
M. RAZET Pierre
M. FOLLIOU Roger
M. ALLEGRET Paul
M. MANIEY Jacques
M. JOLY Jean-Marie
M. LEFEUVRE J.C.

M. CALLEC Jean-Jacques

Botanique

M. VILLERET Serge
M. CLAUSTRES Georges
Mlle GOAS Gabrielle
Mlle GOAS Marie
Mme LEMOINE Cécile

M. TOUFFET Jean

Philosophie

M. ORTIGUES Edmond

M. JACQUES Francis
M. BEYSSADE Jean-Marie

SOMMAIRE

<u>INTRODUCTION</u>	1
<u>PREMIERE PARTIE</u>	9
DONNEES ACTUELLES ; MATERIEL ET METHODES	
<i>CHAPITRE I - Données sur l'olfaction, l'hygroréception et l'influence de la température</i>	11
A - OLFACTION	12
1 - Morphologie et anatomie des sensilles olfactives	13
<i>a) Microscopie électronique à balayage</i>	13
<i>b) Microscopie optique</i>	13
<i>c) Microscopie électronique à transmission</i>	14
2 - Electrophysiologie	15
<i>a) Electroantennogramme</i>	15
<i>b) Etude des cellules olfactives à l'échelon unitaire</i>	16
- Récepteurs spécialistes à spécificité élevée	16
- Récepteurs spécialistes à faible spécificité	17
- Récepteurs au gaz carbonique	18
- Récepteurs généralistes	18
- Classification des récepteurs, tendance actuelle	19
B - HYGRORECEPTION	21
1 - Localisation des hygrorécepteurs chez les Insectes	21
2 - Apports électrophysiologiques	22
C - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE	25
1 - Les manifestations comportementales déterminées par la température	26
<i>a) Chez les Poikilothermes</i>	26
- Thermopreferendum	26
- Conditionnement	26
- Réactions transmises héréditairement	27
<i>b) Chez les Homeothermes</i>	27
2 - Influence de la température sur le tissu nerveux	28
<i>a) Action de la température sur les fibres nerveuses</i>	28
<i>b) Action de la température sur les synapses</i>	32
<i>c) Action de la température sur l'activité des divers récepteurs</i>	32
- Chez les Invertébrés	33
- Chez les Vertébrés	34
3 - Les récepteurs thermiques	36
<i>a) Chez l'Homme (cas particulier)</i>	36
<i>b) Chez les Mammifères</i>	36
- Les récepteurs du froid	36
- Les récepteurs du chaud	38
- Remarque critique	39

c) <i>Les récepteurs à l'infrarouge des Serpents</i>	39
d) <i>Les thermorécepteurs des Insectes</i>	40
- Avant 1964	40
- Après 1964	42
 CHAPITRE II - Matériel et méthodes	47
A - TECHNIQUES D'ELEVAGE DES PUNAISES HEMATOPHAGES	47
B - TECHNIQUES D'OBSERVATION DES SENSILLES	50
1 - Microscopie optique	50
2 - Microscopie électronique	50
a) <i>A balayage</i>	50
b) <i>A transmission</i>	51
C - TECHNIQUES ELECTROPHYSIOLOGIQUES	52
1 - Liquides physiologiques	52
2 - Enregistrements au niveau des sensilles antennaires	53
3 - Enregistrements au niveau des nerfs	54
D - TECHNIQUES DE STIMULATION	56
1 - Stimulations électriques	56
2 - Stimulations mécaniques	57
3 - Stimulations chimiques	58
a) <i>Choix des produits</i>	58
b) <i>Technique de dilution</i>	59
c) <i>Estimation du nombre des molécules odorantes</i>	60
4 - Stimulations hygrométriques et thermiques	61
a) <i>Définitions</i>	61
b) <i>Obtention d'air humide à différentes températures</i>	63
c) <i>Mesure de la température</i>	65
d) <i>Critiques</i>	65
e) <i>Calculs</i>	66
- Détermination de l'humidité de l'air	66
- Faibles changements de température, variations concomitantes de l'humidité relative	66
- Nombre des molécules d'eau dans l'air humide	67
 <u>DEUXIEME PARTIE</u> STRUCTURE DES ORGANES SENSORIELS	69
 CHAPITRE I - Les sensilles de l'antenne	71
A - DENOMINATION DES SENSILLES	71
B - LES DIFFERENTS ARTICLES ANTENNAIRES	72
C - REPARTITION EN CATEGORIES ; ETUDE DESCRIPTIVE	73
1 - Sur le scape	73
a) <i>Chez l'adulte</i>	73
b) <i>Chez la larve</i>	73

2 - Sur le pédicelle	73
a) Chez l'adulte	73
b) Chez la larve	77
3 - Sur les articles du fouet	77
a) Chez l'adulte	77
b) Chez la larve	79
D - COMPARAISON AVEC L'EQUIPEMENT SENSORIEL DES ANTENNES DU <i>Rhodnius</i>	84
E - CONCLUSION PARTIELLE	87
 CHAPITRE II - Les stylets	 91
A - ANATOMIE	91
1 - Stylets mandibulaires	91
2 - Stylets maxillaires	92
B - INSERTION DES STYLETS DANS LA CAPSULE CEPHALIQUE	96
1 - Organes styligènes mandibulaires	96
2 - Organes styligènes maxillaires	97
C - INNERVATION	98
D - ETUDE ULTRASTRUCTURALE	99
1 - Neurones des stylets mandibulaires	99
2 - Neurones des stylets maxillaires	100
a) La dendrite	100
b) Le pericaryon	101
c) L'axone	101
d) Les cellules accessoires	102
E - CONCLUSION PARTIELLE	102
 CHAPITRE III - Autres organes sensoriels impliqués dans le comportement alimentaire	 105
A - LE ROSTRE	105
B - LES ORGANES PHARYNGIENS	107
1 - Localisation	107
a) Organe épipharyngien	107
b) Organe hypopharyngien	109
2 - Innervation	109
C - LES RECEPTEURS ABDOMINAUX (chez le <i>Rhodnius</i>)	109

<u>TROISIEME PARTIE</u>	ETUDE ELECTROPHYSIOLOGIQUE DES RECEPTEURS	111
 <i>CHAPITRE I - Fonction des récepteurs des sensilles antennaires</i>		115
A - LES MECANORECEPTEURS		115
1 - Type As, Ap, Af		115
2 - Type Bp		117
3 - Type C et Cart		118
4 - Type G		118
B - LES CHIMIORECEPTEURS		120
1 - Type Ff		120
<i>a) Type Ff1</i>		120
- Action d'un courant d'air		121
- Action des substances chimiques		123
<i>b) Type Ff2</i>		124
2 - Type Ep et Ef		127
3 - Type D		128
C - LES RECEPTEURS DES SENSILLES COELOCONIQUES		131
1 - Fonction des trois récepteurs, identification d'après la forme et la taille des influx		131
2 - Stimulation par de l'air saturé d'eau, à différentes températures		132
<i>a) L'unité hygroréceptrice</i>		132
<i>b) L'unité xéroréceptrice</i>		134
<i>c) L'unité thermoréceptrice</i>		135
<i>d) Le potentiel de récepteur</i>		136
<i>e) La taille des influx</i>		137
3 - Stimulation par de l'air à différentes humidités relatives		138
4 - Adaptation		139
5 - Faibles variations de température		140
6 - Comparaison des effets d'un stimulus naturel (doigt) et d'un leurre (tube chaud)		144
D - CONCLUSION PARTIELLE		145
 <i>CHAPITRE II - Physiologie générale des récepteurs des sensilles</i>		149
A - PRINCIPE DU FONCTIONNEMENT DES RECEPTEURS D'INSECTES		150
1 - La région réceptrice		150
2 - Le site d'initiation des influx		151
3 - La résistance externe		151
4 - Situation des électrodes		151

B - ETUDE DU POTENTIEL DE RECEPTEUR (P.R.)	153
1 - Définition	153
2 - Variations observables dans la forme et l'amplitude du P.R.	153
3 - Utilisation des courants polarisants	154
4 - Polarisation continue, augmentée par paliers	155
5 - Variations du P.R. pendant l'application d'ondes rectangulaires	157
6 - Variations du P.R. lors de l'application de courants sinusoïdaux	159
C - DISCUSSION ET CONCLUSION PARTIELLE SUR LE P.R.	161
D - ETUDE DE L'AMPLITUDE ET DE LA FORME DES INFLUX	165
1 - Observation des réponses normales	167
a) <i>Variations individuelles</i>	167
b) <i>Variations pendant le P.R.</i>	167
- Composante positive	168
- Composante négative	169
2 - Effets des polarisations sur la forme et l'amplitude des influx	171
a) <i>Stimulation électrique seule</i>	171
b) <i>Stimulation naturelle pendant une polarisation</i>	173
- Microélectrode anode	175
- Microélectrode cathode	175
E - DISCUSSION ET CONCLUSION PARTIELLE SUR LES VARIATIONS DE FORME ET D'AMPLITUDE DES INFLUX	176

CHAPITRE III - Electrophysiologie des récepteurs des stylets 181

A - LES RECEPTEURS DES STYLETS MANDIBULAIRES	181
1 - Rythme de base	181
2 - Stimuli chimiques	182
3 - Stimuli mécaniques	182
4 - Action de variations de température	182
B - CONCLUSION PARTIELLE	183
C - LES RECEPTEURS DES STYLETS MAXILLAIRES	184
1 - Stimuli chimiques	185
2 - Stimuli mécaniques	185
a) <i>Réponse de l'unité P</i>	186
b) <i>Réponse des unités G et M</i>	187
c) <i>Etirement et compression</i>	188
d) <i>Mutilation du stylet</i>	188
3 - Action des courants d'air à différentes humidités relatives	189
a) <i>Humidités relatives différentes ; température constante</i>	189
- Unité G	190
- Unité M	192

<i>b) Action d'un courant d'air humide, à différentes températures</i>	193
- Unité G	193
+ Humidité relative fixe, variations de la différence de température	193
+ Variations de l'humidité absolue et de la température, à humidité relative saturante	194
+ Variations de l'activité en fonction de l'humidité absolue à différentes températures	194
- Unité M	196
4 - Influence du débit de l'air sur l'activité des unités G et M	197
<i>a) Unité G</i>	197
<i>b) Unité M</i>	198
D - CONCLUSION PARTIELLE	201
1 - Unité G	201
2 - Unité M	202
3 - Rapports entre les observations morphologiques et les résultats électrophysiologiques	202
4 - Existe-t-il une relation entre l'activité du récepteur et l'enthalpie de l'air ?	204
CHAPITRE IV - Enregistrements sur les nerfs labiaux	207
A - ENREGISTREMENT SUR LE BOUT PERIPHERIQUE DU NERF LABIAL	207
B - ENREGISTREMENT SUR LE BOUT CENTRAL DU NERF LABIAL	208
C - ENREGISTREMENT SUR UN NERF NON SECTIONNE	209
CHAPITRE V - Le problème de la transmission du message dans une dendrite longue	211
A - STIMULATIONS MECANIQUES APPLIQUEES A L'EXTREMITÉ ET AU MILIEU DE LA DENDRITE	212
B - ESSAIS D'ENREGISTREMENTS DU POTENTIEL DE RECEPTEUR	213
C - STIMULATIONS ANTIDROMIQUES	214
1 - Résultats expérimentaux	214
2 - Différentes hypothèses	219
<i>a) Conduction d'influx dendritiques</i>	219
- Chez les Vertébrés	219
- Chez les Crustacés	219
- Chez les Insectes	219
- Cas particulier des récepteurs des stylets du Triatome	220
<i>b) Transmission électrotonique du potentiel de récepteur</i>	220
<i>c) Autres hypothèses</i>	222
D - CONCLUSION PARTIELLE	224

<u>QUATRIEME PARTIE</u>	ROLE DES RECEPTEURS AUX DIFFERENTES ETAPES DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE	225
<i>CHAPITRE I</i>	Détection à distance	227
A	L'HABITAT DU TRIATOME	227
B	ROLE POSSIBLE DES RECEPTEURS ANTENNAIRES	230
1	Les mécanorécepteurs	230
2	Les chimiorécepteurs	230
<i>CHAPITRE II</i>	Orientation à courte distance, relèvement du rostre	233
A	ETUDE DESCRIPTIVE	233
B	IMPORTANCE DES RECEPTEURS ANTENNAIRES	236
1	Quels sont les types de sensilles nécessaires ?	236
2	Les stimuli hygrométriques sont-ils indispensables ?	239
3	Le stimulus thermique seul, est-il suffisant ?	240
<i>CHAPITRE III</i>	L'acte hématophage	243
A	FORMATION DU COLLIER	243
B	MOUVEMENTS DES MANDIBULES	244
C	MOUVEMENTS DES MAXILLES	245
1	Décomposition du mouvement en phases	246
2	Mécanisme d'ouverture de la bouche fonctionnelle	247
3	Rôle des cellules sensorielles des stylets maxillaires	250
a)	Rôle, lors de modifications de la composition du milieu	250
b)	Influence des facteurs humidité et température	251
-	Exposition dans les conditions naturelles	251
-	Utilisation des possibilités réceptrices	251
<i>CHAPITRE IV</i>	Intervention des autres récepteurs, dans le comportement alimentaire	253
A	LES RECEPTEURS DU ROSTRE	253
B	LES RECEPTEURS PHARYNGIENS	255
C	LES RECEPTEURS ABDOMINAUX	257
1	Chez les Diptères	257
2	Chez les Hémiptères hématophages Réduvidés	257
<u>CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES D'AVENIR</u>		259
<u>REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>		269

TABLE DES PLANCHES

Planche I	- Les sensilles du scape et du pédicelle de l'antenne du Triatome	75
Planche II	- Les sensilles des articles des fouets antennaires de l'adulte et de la larve du Triatome. (Dépliant)	82
Planche III	- Ultrastructure et détails de la surface cuticulaire de sensilles antennaires	81
Planche IV	- Les sensilles antennaires du <i>Rhodnius</i> (adulte et larve)	85
Planche V	- Schéma des différentes catégories de sensilles, leur répartition sur l'antenne de l'adulte et de la larve du Triatome. (Dépliant)	86
Planche VI	- Les stylets mandibulaires	90
Planche VII	- Les stylets maxillaires	94
Planche VIII	- Le rostre	104
Planche IX	- Les organes épipharyngiens	106
Planche X	- Les différentes postures du Triatome : avant, pendant et après le repas	235
Planche XI	- Orientation d'une larve de Triatome, amputée de ses articles antennaires distaux, vers un tube sec porté à la température de 37°C. Détails de la répartition des sensilles antennaires chez de telles larves.	238

AVANT-PROPOS

Les recherches exposées dans ce mémoire ont été réalisées au Laboratoire de Physiologie Animale. Je suis très reconnaissant à Monsieur le Professeur BOISTEL de m'y avoir accueilli et d'avoir effectué ma formation scientifique en m'initiant aux techniques électrophysiologiques.

Monsieur le Professeur RICHARD m'a permis les premiers contacts avec la recherche, il s'est toujours par la suite intéressé aux travaux que j'effectuais. Avec son dynamisme habituel il a généreusement accepté, sans ménager son temps, de discuter et de corriger le manuscrit de cette Thèse, enfin il m'a fait l'honneur d'assurer la présidence du jury.

En acceptant de participer au jugement de cette Thèse, Monsieur le Professeur RAZET a fait preuve de son dévouement et m'a témoigné une grande marque de confiance, je tiens à lui exprimer ma profonde gratitude.

Monsieur le Professeur CHANEL à maintes reprises au cours des réunions du "Club de l'Olfaction" s'est intéressé aux problèmes posés par les récepteurs d'Insectes et m'a encouragé dans la poursuite de cette voie de recherche, je suis très honoré de sa participation au jury.

C'est au cours d'un bref mais très instructif séjour à SEEWIESEN à l'Institut dirigé par le Professeur SCHNEIDER, que j'ai rencontré le Professeur STEINBRECHT, je le remercie bien vivement d'avoir accepté de donner son avis de spécialiste éminent et je lui sais gré d'avoir fait l'effort de faire tous ses commentaires en français.

Mon collègue CALLEC, qui au cours des nombreuses années passées dans la même équipe de recherche a eu à discuter en de nombreuses occasions mes hypothèses de travail et mes résultats expérimentaux, en participant au jury m'apporte une fois de plus ses critiques constructives, je l'en remercie bien cordialement.

J'ai toujours trouvé le meilleur accueil dans les laboratoires voisins et je remercie Monsieur le Professeur LEFEUVRE et Monsieur le Professeur MAILLET qui ont accepté de me guider et de me permettre d'utiliser en microscopie électronique leurs importants moyens techniques.

Je tiens à assurer de ma sincère reconnaissance tous les collègues avec qui j'ai travaillé en collaboration, Messieurs PINET, GUILLET et PICHON et tous ceux dont j'ai à diverses reprises sollicité l'aide ou les conseils.

Que mon épouse, pour son soutien constant et pour l'aide qu'elle m'a apporté au cours de la rédaction de ce mémoire, trouve ici les marques de mon affectueuse reconnaissance.

Je remercie aussi tous ceux qui dans le laboratoire ont collaboré à ce travail. Monsieur LE FAUCHEUX pour la réalisation et la maintenance des appareils électroniques, Monsieur BESNARD pour son aide compétente dans l'élaboration de dispositifs mécaniques variés, Madame LECOQ qui a entretenu avec soin les élevages, et tout particulièrement Madame LE GUEN qui inlassablement et très efficacement a assuré toutes les étapes permettant l'illustration et la frappe de ce mémoire.

INTRODUCTION

Le comportement alimentaire des Insectes, a été étudié sous des aspects divers. Les travaux portent sur plusieurs groupes d'Insectes : les Phytophages (revue par DADD, 1963 ; CARTHY, 1965 ; QUEINNEC, 1973), les prédateurs (revue par EDWARDS, 1963 ; CLOAREC, 1971). Parfois, c'est seulement sur une espèce, que des travaux importants et coordonnés ont été réalisés (DETHIER & son école travaillant sur *Phormia regina*), (revue par GELPERIN, 1971b). Chez les Hématophages (revue par DETHIER, 1957 ; HOCKING, 1971), plus de la moitié des publications sont consacrées aux Moustiques et plus particulièrement à deux espèces qui piquent l'Homme : *Aedes aegypti* et *Culex pipiens*.

De l'ensemble de ces travaux, il ressort que, dans le comportement alimentaire, il est possible de distinguer plusieurs étapes successives :

détection → orientation à distance | → approche → contact | → prise → déglutition | → arrêt de la prise | → toilettage → digestion → expulsion des déchets.

Au cours de ces séquences comportementales, interviennent des stimuli divers, qui mettent en jeu des récepteurs différents. Chez les Phytophages, DETHIER (1953) classe les stimuli en trois catégories ; plus tard, DETHIER & BODENSTEIN (1958), puis GELPERIN (1966), travaillant sur la Mouche, y ajoutent une quatrième catégorie.

Ces stimuli sont ceux qui :

- 1 - orientent à distance,
- 2 - causent la morsure,
- 3 - maintiennent la prise de nourriture,
- 4 - provoquent l'arrêt de l'alimentation.

Indiquons brièvement, en conservant cette fragmentation en quatre catégories, quels sont les organes mis en cause.

1 - Orientation à distance

Pour de nombreuses espèces, les stimuli perçus par les yeux composés, sont déterminants dans l'orientation à grande distance (KENNEDY, 1939 ; WILLIAMS, 1954) ; mais, depuis les travaux de VON FRISCH (1919), il est bien établi que les stimuli olfactifs détectés en particulier par les récepteurs des sensilles antennaires, jouent également un grand rôle. En fait, souvent ce sont les informations provenant en même temps de plusieurs organes des sens, qui sont intégrées (BRADY, 1972).

Dans certains cas, il n'y a pas de véritable orientation, l'Insecte au cours de ses nombreux déplacements et explorations, arrive "par chance", au contact de la nourriture (THORSTEINSON, 1960). Pour de nombreux Phytophages ou parasites, les premières étapes manquent, car l'Insecte naît et demeure au contact de son substrat alimentaire, toute sa vie. Pour certains prédateurs qui se déplacent peu et chassent à l'affût, des stimuli visuels, tactiles ou olfactifs, mettent l'Insecte en "alerte" lorsque la proie ou l'hôte passe à proximité.

2 - Approche à courte distance ; contact

Lorsque l'Insecte se trouve à quelques centimètres de la nourriture, d'autres récepteurs sont activés et permettent l'approche finale et le déclenchement de réflexes. Chez les Carnassiers, pour les espèces possédant de nombreuses ommatidies, la perception des formes et des mouvements ; pour pratiquement toutes les espèces, la perception des stimuli vibratoires par les antennes et les pattes, déterminent la préhension directe, ou la projection d'organes spécialisés (masque des Odonates, pattes ravisseuses des Mantidés). Des stimuli chimiques, perçus par des sensilles des tarses ou du labium, provoquent les morsures des Phytophages, l'extension des pièces buccales spécialisées des Hyménoptères, des Lépidoptères, ou la dévagination de la trompe des Diptères.

Lorsque les récepteurs situés sur les palpes ou sur les pièces buccales elles-mêmes, sont ainsi amenés au contact de la nourriture, ils transmettent des renseignements concernant les qualités physiques ou chimiques des aliments et permettent un contrôle précis du positionnement des pièces buccales et des mouvements de mastication, et le déclenchement de la salivation.

3 - Maintien de la prise de nourriture

Dans de nombreuses espèces, des récepteurs situés au niveau des des pièces buccales ou, plus profondément dans la cavité pharyngienne (MOULINS, 1968), effectuent pense-t-on, un contrôle chimique de la qualité de l'aliment. La prise de nourriture n'est poursuivie qu'en présence de certains composés (phagostimulants) et en absence de substances répulsives (déterrents), (DETHIER, 1966).

4 - Arrêt de l'alimentation

La plupart des Insectes, absorbent leur nourriture d'une manière fractionnée, effectuant des pauses entre de petits repas ; ces arrêts, seraient dus à l'adaptation de leurs récepteurs externes. Les prédateurs et les parasites hématophages par contre, prennent en général des repas importants en une seule fois.

Le contrôle quantitatif du volume total de la nourriture ingérée, va être réalisé par l'intermédiaire de neurones sensoriels internes, en général des récepteurs à l'étirement situés au niveau du tube digestif ou, dans les parois abdominales. Les influx en provenance de ces cellules nerveuses, vont inhiber les centres de commande des muscles de la mastication, du pompage, et de la déglutition. Ce dernier groupe de stimuli d'origine interne, détermine l'arrêt de la prise de nourriture.

Ce découpage très schématique, permet un premier tri des stimuli et des récepteurs. Lors d'études sur une espèce particulière, il faut subdiviser chacune de ces catégories, déterminer quels sont plus précisément les stimuli et non seulement localiser l'organe sur lequel ils agissent, mais trouver quelles sont les sensilles, puis, quels sont les récepteurs influencés.

Enfin, pour réaliser une étude complète de tout ce qui se rapporte au comportement alimentaire, plusieurs points restent encore à traiter :

- les activités annexes se produisant durant la digestion, telles que le toilettage, les programmes moteurs du transit intestinal, l'expulsion des déchets ;

- la physiologie de la digestion et de l'assimilation ;
- les problèmes posés par la motivation, l'appétence (JOURDHEUIL, 1963) ;
- la régulation nerveuse et l'ontogenèse du comportement alimentaire et ses interactions avec les autres comportements (RICHARD, 1965).

Il en résulte que toutes ces investigations, même chez une seule espèce d'Insecte, nécessitent l'apport de chercheurs de nombreuses disciplines.

Les moyens d'approche des divers spécialistes, sont souvent très différents.

- Les uns, observent et décrivent les diverses séquences comportementales, analysent les modifications survenant aux différentes étapes du développement de l'animal (éthologistes).

- D'autres, tentent de localiser les organes sensoriels, les structures centrales ou les voies neurohormonales mises en cause dans le comportement (anatomistes, histologistes), d'en étudier l'organisation et le fonctionnement (neurophysiologistes, endocrinologistes).

- D'autres encore, analysent les dispositifs assurant la régulation métabolique (biochimistes), ou recherchent le mode d'intervention des facteurs chromosomiques (généticistes).

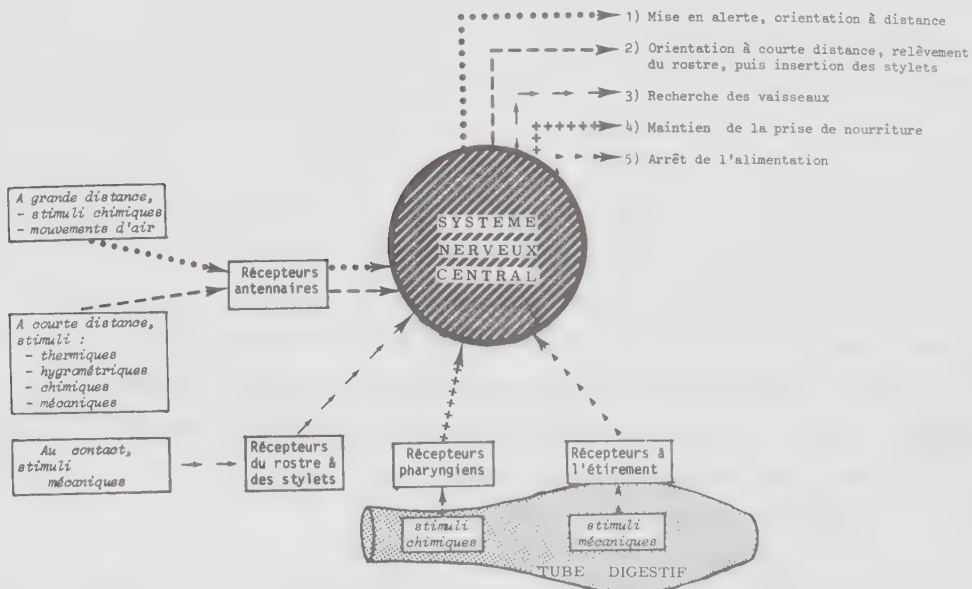


Fig. 1 - Représentation très schématique et simplifiée de l'ensemble des stimuli et des principaux récepteurs situés sur divers organes, et intervenant dans le comportement alimentaire des Insectes hématophages. Les séquences comportementales plus particulièrement en rapport avec les différents stimuli ont été indiquées; par contre ni les circuits "feed-back" entre les comportements et le système nerveux central, ni les éventuelles interactions par voie humorale entre les centres et les récepteurs n'ont été figurés.

L'objet de nos recherches est un Hémiptère Hétéroptère de la famille des *Reduviidae*, sous-famille des *Triatominae*: *Triatoma infestans* (Klug). Sur le schéma (fig. 1), nous replaçons les principaux groupes de stimuli et de récepteurs qui interviennent dans les séquences comportementales lors de l'orientation, de la prise, puis de l'arrêt du repas de sang chez cet Insecte hématophage.

Dans le cadre de cette thèse, nous utiliserons essentiellement les techniques d'électrophysiologie sensorielle, et nous étudierons plus particulièrement deux groupes de récepteurs : les récepteurs des sensilles antennaires et ceux des pièces buccales modifiées : les stylets. Nous testerons les divers stimuli susceptibles d'intervenir au cours du comportement alimentaire.

Mais au préalable, il nous a été indispensable, d'approfondir diverses données morphologiques. Enfin, pour essayer de préciser si certains stimuli que nous venions de reconnaître comme efficaces par électrophysiologie, étaient réellement perçus comme tels et significatifs pour l'Insecte, nous avons effectué quelques expériences de comportement.

Les Réduvides, depuis les remarquables travaux de WIGGLESWORTH, sont devenus des animaux de laboratoire et de nombreux aspects de la biologie des Insectes, ont été mis en évidence sur le *Rhodnius*. WIGGLESWORTH & GILLET (1934), donnent des indications comportementales sur les stimuli efficaces et sur les récepteurs mis en cause, lors de l'orientation à courte distance vers l'hôte. Ils montrent que les récepteurs oculaires n'interviennent pas dans les conditions normales, et ils décrivent quelques catégories de sensilles antennaires.

Grâce aux moyens modernes d'investigations, nous avons pu compléter l'inventaire des sensilles de l'antenne, dériver leur activité électrique, et soumettre à la critique les hypothèses proposées, en particulier en ce qui concerne les thermorécepteurs.

L'étude des mécanismes assurant l'ouverture de la bouche à l'extrémité des stylets, nous permet d'apporter quelques compléments au travail de LAVOPIERRE & coll. (1959). Nous avons utilisé les données anatomiques et ultrastructurales obtenues sur les stylets du *Rhodnius* par PINET (1963), pour étudier les réponses des neurones contenus dans les organes styligènes ; c'est en collaboration directe avec cet auteur que cette partie du travail a été réalisée.

Pour les récepteurs pharyngiens, les seules précisions que nous apportons aux travaux de GONDE (1972), sont d'ordre anatomique, elles ont été obtenues au microscope électronique à balayage.

Les récepteurs à l'étirement des parois tergales, responsables de l'arrêt de la prise de nourriture, ont été récemment bien étudiés chez le *Rhodnius* par ANWYL (1972) ; nous nous bornerons à résumer son travail.

L'interprétation de nos enregistrements électrophysiologiques, nous a posé de nombreux problèmes et, c'est pour tenter de les résoudre, qu'en étroite collaboration avec GUILLET, nous avons soumis nos préparations à des polarisations électriques. Les renseignements obtenus avec le même protocole expérimental, sur les récepteurs olfactifs du Triatome d'une part, et sur les récepteurs tactiles du Criquet d'autre part, ont été mis en commun. Mais, la partie de cette thèse traitant de la physiologie des récepteurs, sera illustrée essentiellement avec des enregistrements obtenus sur le Triatome.

Les pièces buccales allongées en stylets des Réduvidés, sont innervées par des neurones dont la dendrite est exceptionnellement longue (10mm) ; cette particularité nous a paru favorable pour aborder un autre problème de physiologie générale. Cette dendrite est-elle parcourue par des potentiels propagés ou par un potentiel de récepteur ? Dans ce dernier cas, quelles caractéristiques électriques doit-elle avoir, pour permettre la transmission électrotonique d'un potentiel lent ?

En résumé, dans ce mémoire, les principaux centres d'intérêt sont les suivants :

- Les sensilles des antennes : morphologie et électrophysiologie.
- Quelques aspects de la physiologie générale des sensilles d'Insectes.
- Les stylets, leurs mécanismes fins et les fonctions de leurs récepteurs.
- Les problèmes de physiologie qui se posent pour interpréter le fonctionnement des récepteurs à dendrite longue des stylets.
- Le rôle des différents récepteurs et en particulier celui des récepteurs thermiques.

PREMIÈRE PARTIE

DONNÉES ACTUELLES ; MATÉRIEL ET MÉTHODES

CHAPITRE I.

DONNEES SUR L'OLFACTION, L'HYGRORECEPTION ET L'INFLUENCE DE LA TEMPERATURE .

L'électrophysiologie a permis :

- d'effectuer des enregistrements au niveau des différentes sensilles des Insectes,
- de montrer que c'est au niveau de ces structures cuticulaires que sont localisés les neurones sensoriels qui assurent la réception primaire des stimuli mécaniques divers, chimiques, hygrométriques et thermiques.

Les récepteurs olfactifs étant externes, ils sont plus accessibles à l'échelon unitaire que leurs homologues chez les Vertébrés. C'est pour cette raison que dans ce domaine de l'olfaction, les premières étapes du codage, sont mieux connues chez l'Insecte. Au contraire, ce sont les étapes suivantes, au niveau des centres qui ont surtout fait l'objet d'études chez les Vertébrés.

Il existe très peu d'éléments pour affirmer que les Vertébrés possèdent des hygrorécepteurs. Par contre, chez les Insectes, des preuves comportementales très nombreuses obtenues tant au laboratoire que dans la nature, indiquent l'existence de tels récepteurs. Depuis dix ans, ils sont connus électrophysiologiquement, mais les exemples demeurent encore peu nombreux.

La température est un facteur qui intervient dans pratiquement toutes les réactions physiques et chimiques, aussi bien externes, qu'internes à l'organisme. Les éléments nerveux et en particulier les récepteurs divers, n'échappent pas à son action, aussi est-il difficile pour l'expérimentateur pratiquant une physiologie sensorielle dite objective, de savoir quand il a affaire à un thermorécepteur. Le Triatome est un des rares Insectes pour qui la température est un "stimulus à valeur de signal", c'est pour cette raison que nous avons développé un peu plus le paragraphe consacré aux données actuelles sur la thermoréception.

A - OLFACTION.

C'est la fonction permettant l'identification de substances présentes en faible quantité en phase gazeuse ou liquide(1).

Chez les Vertébrés, on a coutume de séparer l'olfaction de la gustation: les récepteurs olfactifs sont localisés dans les fosses nasales, les récepteurs gustatifs dans la cavité buccale; les seuils de perception sont aussi généralement beaucoup plus élevés pour les récepteurs gustatifs.

Chez les Invertébrés, et en particulier chez les Insectes, la localisation des récepteurs ne permet plus de faire une telle distinction et on utilise en général le terme de chimioréception pour englober les deux sensibilités. Cependant, on continue à distinguer des chimiorécepteurs à distance ou olfactifs, et des chimiorécepteurs de contact ou gustatifs. La distinction se fait sur des bases morphologiques et sur des valeurs de seuils, assez mal définies. Les récepteurs qui sont situés à la base des sensilles semblables à celles des tarsi et du labium de la Mouche, bien connus depuis les travaux de HODGSON & coll.(1955), sont qualifiés de chimiorécepteurs de contact. Ces sensilles possèdent deux canaux; celui qui contient les dendrites, est ouvert à son extrémité distale. Les récepteurs réagissent à des concentrations élevées de corps dissous dans l'eau: de nombreux sels, des sucres, et à de l'eau pure. Cependant, DETHIER (1972) a montré que ces récepteurs sont aussi sensibles aux vapeurs de produits chimiques divers (acide formique, xylène, toluène...), à des concentrations assez élevées.

Les récepteurs dont les sensilles sont en relation avec des dispositifs cuticulaires: plaques, sensilles percées de pores, tels qu'ils ont été décrits par ERNST (1969), sont qualifiés d'olfactifs. Des exemples intermédiaires existent: citons les sensilles des pièces buccales des larves de Lépidoptères (HANSON & DETHIER, 1973). Elles ont une morphologie bien particulière, et, dans les conditions de vie de l'Insecte, lorsqu'elles ne sont pas

(1) Comme l'a montré BEHREND (1971), la réponse des récepteurs, testée par électrophysiologie ne dépend pas de l'état physico-chimique des molécules stimulantes dans le milieu. Les récepteurs antennaires de l'imago du Dytique sont activés par les mêmes stimuli chimiques dans l'air ou dans l'eau. Le seuil par exemple pour l'acide caproïque, est de 1.10^{18} molécules cm^3/sec . dans l'air, et de 5.10^{17} molécules cm^3/sec . dans l'eau.

au contact du jus des plantes, elles n'en sont qu'à quelques millimètres. La distinction entre gustation et olfaction, dans ce cas, n'est guère possible et c'est le terme de chimiorécepteur qui convient le mieux.

1 - Morphologie et anatomie des sensilles olfactives.

a) - Microscopie électronique à balayage.

Cet appareil dont l'usage est relativement récent, permet d'obtenir très rapidement, à un fort grossissement, et avec une grande profondeur de champ, de très bonnes images de la structure externe des sensilles d'Insecte. Il est ainsi possible d'examiner des antennes et d'y mettre en évidence des sensilles qui avaient échappé à l'examen en microscopie optique à cause de leur petite taille ou de leur faible nombre. Ces sensilles étant ainsi localisées, il sera possible de les retrouver lors d'un examen au stéréomicroscope en réglant soigneusement l'éclairage et en se servant comme repères, de sensilles de grande taille. La photographie de l'antenne effectuée au microscope à balayage, sert de carte pour se repérer parmi les nombreuses sensilles. Dans certains cas favorables, il est possible d'observer sur les sensilles, des pores (SLIFER, 1971). Nous pouvons aussi observer des sensilles avec des cannelures ou des sillons ; ces détails permettent d'aider à la reconnaissance des sensilles lors d'études faites sur coupes fines en microscopie électronique à transmission.

b) - Microscopie optique.

Le pouvoir de résolution est en général trop faible pour observer les détails de la surface des sensilles. Cependant, des techniques de coloration en particulier par le violet cristal, ont permis à SLIFER (1960), de mettre en évidence la présence de pores dans les parois des sensilles. Les performances du microscope à balayage sont incomparablement meilleures que celles des appareils optiques, mais ceux-ci demeurent les seuls qui permettent l'observation sur le matériel vivant, et donc les travaux d'électrophysiologie. En général le grossissement de la loupe binoculaire est insuffisant pour les sensilles olfactives, et il faut utiliser un stéréomicroscope avec un éclairage au travers de l'objectif.

c) - Microscopie électronique à transmission.

Les premières études de l'organisation interne des sensilles, la reconstruction de la sensille avec ses neurones et ses cellules annexes, ont été effectuées par SLIFER & SEKHON (1961).

Depuis, de nombreuses sensilles ont été étudiées, mais une étape importante a été franchie par ERNST (1969) et STEINBRECHT (1969). Ces auteurs ont mis en évidence un système pore-tubule qui assure la liaison entre l'extérieur et les dendrites. Ce système est une production cuticulaire, et il est mis en place avant même que la dendrite n'envahisse à nouveau le processus externe des sensilles lors d'une mue.

Suivant le type de sensille olfactive, et l'insecte considéré, la dimension du pore, le diamètre et la longueur du canal lui faisant suite, varient; il en est de même de la chambre où s'ouvrent les pores-tubules et du nombre et des dimensions des tubules eux-mêmes.

Le schéma de la figure 2 indique la conception actuelle d'un système pore - tubule d'après STEINBRECHT (1973).

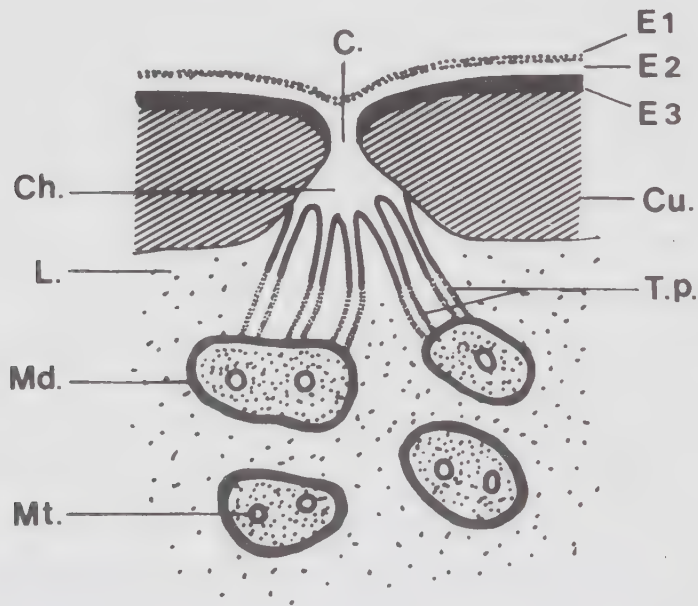


Fig.2 - Schéma de l'organisation d'un pore d'une *sensilla basiconica* de l'antenne du Papillon du ver à soie d'après STEINBRECHT (1973).
L'une des couches (E_i) de l'épicuticule recouvre l'ouverture du pore. L'extrémité distale des tubules du pore (T.p.) est en contact avec la membrane des dendrites du récepteur.
C.: canal du pore, Ch.: chambre du pore, Cu.: cuticule, E₁, E₂, E₃: couches épicuticulaires, L.: liquide de l'intérieur de la sensille, Md.: membrane du dendrite, Mt.: microtubule, T.p.: tubule du pore.

Un recensement des types décrits, regroupant les renseignements fournis par divers auteurs, a été effectué par SCHNEIDER & STEINBRECHT (1968); les diamètres extrêmes des pores sont de 100 à 2 000 Å, le diamètre des tubules de 100 à 200 Å, le nombre de tubules par pore varie de quelques unités (3-5), à quelques dizaines (20-30).

Des précisions complémentaires sont fournies pour des sensilles olfactives du Papillon du Ver à soie, par STEINBRECHT (1973). Cet auteur montre en particulier que la partie terminale des tubules, entre en contact avec la membrane dendritique, ces contacts tubules-membrane, sont plus fréquents dans la partie distale de la sensille, que dans la région proximale. Cet auteur montre aussi l'existence de couches épicuticulaires à la surface de la sensille et discute leur rôle dans la conduction des molécules odorantes. HAWKE & FARLEY (1971 b) obtiennent des informations sur la composition chimique des pores-tubules de l'antenne d'une Blatte des régions désertiques, en soumettant les sensilles à des solvants lipidiques (chloroforme ou acétone) puis en testant la perméabilité des pores ainsi traités par un examen de la pénétration des sels d'un métal lourd (le nitrate de lanthane).

2 - Electrophysiologie.

a) - Electroantennogramme.

C'est une technique qui permet un enregistrement global de l'activité de l'ensemble des récepteurs d'une antenne, chaque cellule nerveuse pouvant être considérée comme un dipôle (KAISLING, 1971). Le stimulus modifie la conductance de la membrane de chaque récepteur et par suite, sa polarisation. Deux électrodes placées chacune à une extrémité de l'antenne, permettent d'enregistrer la somme des forces électromotrices développées au niveau de chaque cellule nerveuse; pour obtenir des variations d'une amplitude suffisante avec cette méthode, il est nécessaire que l'antenne possède un grand nombre de récepteurs sensibles à la même substance.

Cette technique a permis à SCHNEIDER (1957), d'obtenir les premiers enregistrements de l'activité globale d'une population de neurones d'une antenne d'Insecte. Cet auteur et les nombreux chercheurs de son école, ont obtenu avec cette méthode des renseignements très précis et très complets en ce qui concerne la détection par les Insectes, des substances émises par l'un des partenaires sexuels.

Cette technique est toujours très fructueuse, elle est utilisée par KAISLING (1972), pour l'étude de la cinétique des échanges entre les molécules odorantes et les sites accepteurs localisés au niveau de la membrane réceptrice. Cet auteur, en collaboration avec KASANG(1972), grâce à l'utilisation des techniques des laboratoires de chimie (chromatographie en couche mince, radioisotopes), étudie les différents stéréoisomères de la substance attractive sexuelle du Bombyx: le bombycol. L'électroantennogramme permet donc d'aborder les problèmes des phénomènes primaires au niveau des interactions moléculaires

b) - Etude des cellules olfactives, à l'échelon unitaire.

BOISTEL & coll.(1953), travaillant sur les Lépidoptères ont montré qu'il était possible de dériver, à partir d'une antenne entière, une activité sous la forme d'influx; le rythme des influx étant susceptible de varier sous l'influence d'odeurs.

Des enregistrements à l'échelon unitaire au niveau d'une sensille olfactive, ont été obtenus par SCHNEIDER (1955) sur l'antenne d'un Papillon, et les premières études quantitatives ont été réalisées sur les récepteurs du Nécrophore par BOECKH (1962). Depuis cette date, cette technique a permis à de nombreux auteurs allemands (voir revue KAISLING,1971), d'apprendre comment les cellules étudiées individuellement, réagissent envers un spectre de composés odorants différents.

A partir d'études menées sur les récepteurs olfactifs de quelques espèces d'Insectes, les auteurs de l'école de SCHNEIDER, ont divisé les récepteurs olfactifs en deux catégories : les récepteurs " spécialistes " et les récepteurs " généralistes".

La classification adoptée par KAISLING (1971), montre que la catégorie des spécialistes, est maintenant subdivisée en deux : les récepteurs spécialistes à haute spécificité et à faible spécificité; de plus, les récepteurs à l'humidité et au gaz carbonique sont classés à part.

- *Récepteurs spécialistes à spécificité élevée.*

L'antenne de certains insectes, présente un grand nombre de sensilles du même type possédant des récepteurs répondant pour un seuil très bas, à certaines substances bien définies. La formule chimique de ces composés a été déterminée pour les récepteurs de quelques espèces, et la substance ainsi que ses isomères, ont pu être obtenus synthétiquement, c'est

le cas par exemple du bombycol (1) (BUTENANDT & coll., 1959).

Ce produit, émis par la femelle du Bombyx, attire les mâles; les études tant comportementales qu'électrophysiologiques au niveau des sensilles antennaires (SCHNEIDER & coll., 1967), montrent qu'une des formes de ce composé, la forme 10 trans- 12 cis, a un seuil nettement plus faible (4 à 5 unités log. décimaux dans le test comportemental, 1 à 2 unités log. décimaux dans le test électrophysiologique), que les divers isomères.

Dans la plupart des cas, ces récepteurs spécialistes sont sensibles à des substances, phéromones, émises par des animaux de la même espèce ; leur perception déclenche une réaction comportementale ou physiologique qui a sa place dans la vie de l'espèce.

Plusieurs sortes de phéromones ont été mises en évidence et bien étudiées. Ainsi les phéromones sexuelles, sont classées en : attractives, stimulantes, aphrodisiaques, suivant qu'elles jouent un rôle dans l'étape de "téléguidage" du partenaire sexuel ou dans l'accouplement lui-même.

Mais des phéromones interviennent aussi dans d'autres activités : groupement, alarme, marquage de piste Enfin certaines, dans les sociétés d'Insectes, sont émises par la reine; elles agissent alors sur la physiologie des autres individus de la société. Elles ont donc un rôle dans le contrôle du développement ontogénétique.

- Récepteurs spécialistes à faible spécificité.

A côté des récepteurs hautement spécialisés aux phéromones, on distingue des récepteurs dont le spectre, plus étendu, est aussi plus variable d'un récepteur à l'autre; ils sont appelés "récepteurs généralistes spécialisés".

Dans ce groupe, se classe le récepteur à l'odeur d'herbe de l'antenne du Criquet (BOECKH, 1967). Ce récepteur a été réétudié récemment par KAFKA (1970), cet auteur qui a testé 380 substances à différentes concentrations, a recherché quelles sont les propriétés structurales qui rendent une molécule plus active qu'une autre, et quels types d'interactions existent entre les molécules odorantes et les accepteurs qu'il situe dans la membrane dendritique. Ce groupe de récepteurs joue un rôle dans la détection de la nourriture par

(1) La forme naturelle du bombycol, émise par les femelles matures du Bombyx, est un alcool linéaire à seize atomes de carbone : hexa deca 10trans. 12cis. dien. 1ol (deux insaturations: 10 trans et 12 cis).

l'Insecte; c'est une odeur caractéristique qui est détectée (l'odeur de charogne attire les Nécrophores, l'acide acétique attire les Drosophiles, les odeurs de certaines plantes sont perçues par les Phytophages...). Les parasites repèrent leur hôte en détectant certaines substances qu'ils émettent (sécrétions sudorales, hormonales ...); le plus souvent il ne s'agit pas d'une substance mais d'un mélange, ainsi les Moustiques sont attirés par l'acide lactique L(+) (ACREE & coll. ,1968); mais aussi par diverses autres substances : le gaz carbonique (BROWN, 1958), des acides aminés (BROWN & coll.,1961). Par analogie avec le terme de phéromone, BROWN & coll., (1970), proposent les noms d' "allomones" et de "kairomones" pour ces substances qui agissent comme messagers interspécifiques.

- *Récepteurs au gaz carbonique.*

Ces récepteurs sont en général classés à part, car tout en étant spécialisés, ils ont un seuil de réponse plus élevé (1). Des récepteurs au gaz carbonique ont été mis en évidence sur l'antenne de l'Abeille par LACHER (1964), et sur celle du Moustique par KELLOG (1969).

- *Les récepteurs à la vapeur d'eau,* seront examinés à part (paragraphe : hygrorécepteurs).

- *Récepteurs généralistes.*

Les récepteurs généralistes sont des cellules qui répondent à une grande variété d'odeurs avec une sensibilité modérée, ces odeurs n'ayant pas une signification particulièrement évidente pour l'animal. Les schémas d'émission des influx sont moins réguliers pour les généralistes, que pour les spécialistes ou pour les cellules qui répondent à des facteurs atmosphériques (humidité, température, gaz carbonique).

Les généralistes peuvent avoir ou non un rythme de base, et l'effet de la stimulation peut être excitateur ou inhibiteur. Pour un récepteur particulier quelques substances sont excitatrices, d'autres inhibitrices, d'autres sans effet. Mais, en utilisant les mêmes substances pour étudier une autre cellule

(1) ceci est démenti par STANGE & DIESENDORF (1973), pour qui chez l'Abeille, le seuil est à 10^{14} molécules par millilitre.

réceptrice dans une sensille semblable du même animal, les résultats ne sont pas identiques. De plus, si on utilise un plus grand nombre de substances, on ne trouve pas deux cellules ayant des spectres réactifs identiques; c'est ce qui ressort des travaux de LACHER (1967), sur le Moustique.

D'autres auteurs (BOECKH, KAISLING & SCHNEIDER, 1965), concluent que les récepteurs généralistes ne peuvent pas être rangés de façon ordonnée et qu'il y a un recouvrement considérable entre les substances qui affectent une cellule, et celles qui en affectent une autre; le codage à l'entrée au niveau des récepteurs, serait du type : -, +, 0. Avec un grand nombre de récepteurs, on imagine qu'il est ainsi possible d'obtenir des combinaisons différentes de messages pour de nombreuses substances, le problème étant après, celui du décodage au niveau du système nerveux central.

- Classification des récepteurs : tendance actuelle.

Le principe du classement en "spécialistes" et "généralistes", a été examiné récemment d'une manière critique par VARESCHI (1971) sur des ouvrières des bourdons et des reines d'abeilles.

A l'aide de techniques électrophysiologiques, et en étudiant des réactions comportementales (conditionnements mettant à profit le réflexe d'extension de la trompe), cet auteur a classé les cellules olfactives de l'Abeille en dix groupes réactifs de spécificités différentes et sans chevauchement (ou presque) des spectres. Pour lui, il n'est pas correct de classer à part les récepteurs à la substance royale et les récepteurs à l'odeur des glandes de Nassanoff, car ils ne se distinguent pas essentiellement des autres récepteurs.

La haute sensibilité pour la substance royale se retrouve dans d'autres groupes de réactions pour d'autres substances, par exemple l'alcool de canelle.

D'autre part, les récepteurs spécialistes répondent aussi, bien qu'avec une sensibilité moindre, à d'autres odeurs.

VARESCHI propose donc de redéfinir certains termes:

- Spectre de réactions d'une cellule olfactive : on désignera ainsi, la totalité des substances qui agissent sur la cellule en l'excitant ou en l'inhibant, en restant dans les limites physiologiques. (Description qualitative des réactions cellulaires).

- Spécificité d'une cellule: Elle sera déterminée par son champ de courbes caractéristiques, c'est-à-dire par les grandeurs de la réponse, en fonction de l'intensité de la stimulation, pour les diverses substances actives. (Description quantitative des réactions cellulaires).

- *Sous le nom de spécialistes*: On désignera les cellules ayant une même spécificité. Les spécificités sont semblables quand les différences entre les courbes caractéristiques sont seulement accidentelles.

- *Sous le nom de généralistes* : On désignera les cellules olfactives ayant des spécificités différentes. Les spécificités sont différentes, quand les différences des courbes caractéristiques, ne sont pas accidentelles.

D'après SASS (1973), chez la Blatte, il n'existe pas un grand nombre de cellules généralistes différentes, mais des groupes peu nombreux de récepteurs semblables.

Ainsi, au fur et à mesure que le nombre des récepteurs étudiés chez divers Insectes, augmente, on découvre des récepteurs qui se classent entre les spécialistes détectant uniquement des substances très bien définies avec une grande sensibilité, et les généralistes dont les spectres de sensibilité diffèrent de l'un à l'autre et se recouvrent partiellement.

Actuellement, il semble que la notion de vrai "récepteur généraliste " soit remise en question: il existerait chez les Insectes un petit nombre (quelques dizaines) de groupes de cellules olfactives; dans chaque groupe les spectres de réaction sont semblables. Les " spécialistes" qui en particulier ont une haute sensibilité pour les phéromones, sont à classer dans un des groupes.

Des recherches comportementales restent à effectuer pour apporter la preuve que des odeurs complexes (fruit, sueur), peuvent être différenciées au niveau central par l'intégration des informations qualitatives et quantitatives sur quelques composants perçus avec l'aide de groupes de cellules relativement peu nombreux.

Chez les Vertébrés, différentes sortes de phéromones ont été décrites, mais l'étude électrophysiologique à l'échelon unitaire, au niveau des récepteurs olfactifs, est encore plus difficile que chez l'Insecte. En particulier, au sein de la muqueuse olfactive, il n'y a pas chez les Vertébrés, de repères anatomiques; les unités sont détectées par leur activité lors de progression de la microélectrode et de ce fait, il est difficile de tester un grand nombre de cellules qui constituent la "majorité silencieuse". Actuellement, il ne semble pas que chez les Vertébrés, des catégories de neurones, homologues aux spécialistes des Insectes, aient été mises en évidence.

B - HYGRORECEPTION.

L'humidité est un des facteurs physiques qui, comme la température, et la plupart du temps en liaison avec elle, conditionne la répartition des animaux. Chez les Insectes, certaines espèces ne vivent qu'en atmosphère saturée d'humidité, alors que d'autres sont adaptées aux conditions de sécheresse des déserts.

Plusieurs méthodes ont été utilisées pour tester l'importance de l'humidité dans la vie de l'Insecte, dans sa survie, ou dans les conditions de développement de ses oeufs ou de ses larves. Ces recherches sont importantes d'un point de vue appliqué en raison des ravages causés par les Insectes dans les stocks de céréales et de denrées; il en est ainsi des travaux sur les Coléoptères se développant aux dépens de graines ou de farines alimentaires (PIELOU & GUNN, 1940; LEES, 1943; BENTLEY, 1944).

C'est également pour des raisons d'ordre économique, que de nombreuses recherches ont été effectuées sur des Insectes qui infestent l'homme et les animaux domestiques (Moustiques, Mouches, Punaises, Poux) (WIGGLESWORTH, 1941; ROTH & WILLIS, 1952; BAAR-ZEEV, 1960).

Des études comportementales ont aussi permis chez de nombreuses autres espèces, de montrer l'existence de réactions vis-à-vis de l'humidité: GUNN & COSWAY (1938), chez la Blatte; KENNEDY (1937), chez le Criquet; MADGE (1965), chez la Punaise *Dysdercus fasciatus*.

1 - Localisation des hygrorécepteurs chez les Insectes.

Les auteurs qui ont mis en évidence des réactions comportementales chez les Insectes vis-à-vis de l'humidité, ont cherché à localiser les récepteurs en cause, par des techniques d'ablation. Le plus souvent les hygrorécepteurs sont situés sur les antennes ou sur les palpes des appendices buccaux.

Cependant, HAFEZ (1950), identifie comme hygrorécepteurs, trois paires d'organes avec chacun trois sensilles, sur la face ventrale et le thorax de la larve de la Mouche, *Musca domestica*.

ROTH & WILLIS (1951 a & b), qualifient d'hygrorécepteurs possibles, différents types de sensilles sur l'antenne de six espèces de Coléoptères adultes, et de deux larves.

Les types de sensilles possédant de tels récepteurs, diffèrent d'un Insecte à l'autre, il s'agit de *sensilla trichoïdea*, *basiconica*, *placoïdea*, ou *coeloconica*.

ROTH & WILLIS (1952), considèrent que chez la Blatte *Blattella germanica*, l'indice des réactions vis-à-vis de l'humidité, est en corrélation avec le nombre de sensilles à parois minces (*sensilla trichoïdea* et *sensilla basiconica*) restant après amputation partielle des antennes.

RIEGERT (1960), montre que chez l'Acridien *Melanoplus*, les réactions à l'humidité disparaissent après élimination des sensilles coëloconiques.

Pour WIGGLESWORTH (1941), la perception de l'humidité chez le Pou, *Pediculus*, s'effectue à partir de récepteurs en touffes avec quatre petites sensilles.

Pour le prouver, il montre qu'en masquant les portions antennaires portant ces récepteurs, les animaux, en présence de deux zones où l'humidité est différente, tournent en rond au lieu de manifester de nettes réactions d'évitement pour la région à l'humidité élevée comme ils le font normalement. Pour la localisation des récepteurs à l'humidité, les arguments apportés par les divers auteurs sont beaucoup plus étayés que ceux fournis avec des techniques comportementales, pour les récepteurs thermiques.

2 - Apports électrophysiologiques.

Les premières expériences électrophysiologiques sur des récepteurs réagissant aux variations d'humidité, ont été effectuées par LACHER (1964) sur des sensilles de l'antenne d'Abeille. Il s'agit de *sensilla ampullacea* ou de *sensilla coeloconica* ; ces deux types de sensilles sont logés dans une cavité cuticulaire et la distinction externe entre les deux types est incertaine. Sur les enregistrements obtenus, trois unités sont visibles. Une de grande taille, correspond à un récepteur thermique, son rythme d'activité s'accroît lors d'un refroidissement. Une autre unité, d'amplitude plus faible, réagit par une augmentation phasico-tonique de son activité, lors de stimulations avec de l'air plus humide. La troisième unité, très petite, n'est pas étudiée par l'auteur (1).

(1) WALDOW (1970) réexaminant les enregistrements filmés de LACHER, conclut qu'il s'agit d'une unité réagissant à la sécheresse.

WINSTON & GREEN (1967) effectuent des enregistrements globaux sur une antenne de Blatte, à l'aide d'un dispositif électronique intégrateur. En enregistrant la somme des différents influx provenant de 15 à 20 segments antennaires, ils observent qu'une augmentation de rythme dans ces conditions expérimentales, est obtenue dans un certain nombre de cas, pour une augmentation d'humidité, et dans d'autres, pour une augmentation de la sécheresse.

KELLOG (1969), effectue des enregistrements extracellulaires de sensilles à parois minces, présentes sur les antennes et les palpes maxillaires des Moustiques femelles (*Aedes aegypti*); il trouve qu'une des cellules réceptrices des sensilles du type A₃, décrite par STEWARD & ATWOOD (1963), réagit à l'augmentation de l'humidité de l'air, et est capable de détecter une augmentation d'humidité relative soudaine de 2%.

En 1970, WALDOW fait une étude très complète de trois récepteurs des sensilles coeloconiques de l'antenne du Criquet. Deux de ces cellules réceptrices réagissent de façon antagoniste aux variations de l'humidité de l'air: l'une a un rythme qui est accéléré pour une augmentation de la teneur en eau de l'air, alors que l'autre a un rythme qui est ralenti dans ces conditions. La troisième cellule réagit à des variations de température : son activité augmente lors d'un refroidissement, elle ralentit ou s'arrête pour une élévation de température.

Nous avons retrouvé sur l'antenne du Triatome, une sensille coeloconique avec trois récepteurs, dont le fonctionnement est du même type.

Remarque: Certains mécanorécepteurs sont très sensibles aux déformations, or, la cuticule se déforme lorsqu'elle passe de l'air sec à l'air humide et inversement. Des mécanorécepteurs peuvent donc être stimulés lors de changements d'humidité. Il en est ainsi pour le nerf cercal de *Blabera*, lorsque les cerques sont asséchés après la dissection et débarrassés soigneusement de leurs nombreuses impuretés. En l'absence de stimulations tactiles et de mouvements d'air, cette préparation reste silencieuse. Mais il suffit d'approcher un coton humide à quelques millimètres du cerque, pour enregistrer une intense activité.

Sur des préparations où le nerf cercal a été dissocié pour ne conserver que quelques fibres, nous obtenons des réponses différentes pour des stimulations par de l'air sec ou de l'air humide (fig. 3). Des sensilles mécanoréceptrices peuvent donc être excitées par des changements d'humidité; cependant, il n'est pas certain qu'il en soit de même dans les conditions normales, lorsque le cerque est irrigué par l'hémolymphe.

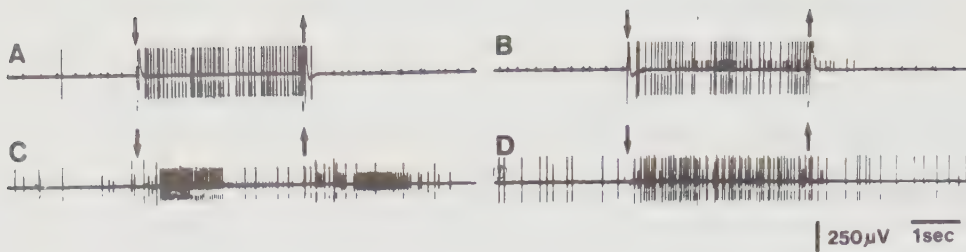


Fig.3- Nerf cercal de *Blaberus* disséqué pour ne conserver que quelques fibres.

-En A : stimulation du cerque par de l'air sec (vitesse 100 cm/sec)

-En B : Sur la même préparation quelques secondes après, stimulation dans les mêmes conditions par de l'air humide à 100% d'H.R. Une unité, de faible amplitude répond semble-t-il à l'humidité.

-En C et D : sur une autre préparation, pour un même protocole les réponses sont plus complexes, une unité de faible amplitude s'active après la fin d'une stimulation par de l'air sec et en D pour de l'air humide. D'autre part, des récepteurs différents réagissent à l'air sec et à l'air humide. Nous pensons qu'il s'agit uniquement de mécanorécepteurs dont la cuticule se déforme sous l'influence de l'humidité ou de la sécheresse, et non pas d'hygrorécepteurs vrais.

Lorsque des récepteurs sont influencés par plusieurs stimuli, il est toujours difficile de déterminer leur modalité sensorielle; le même problème se pose pour les thermorécepteurs.

C - INFLUENCE DE LA TEMPERATURE

La vie n'est possible que lorsque la température de l'organisme est maintenue dans une marge limitée allant de quelques degrés (1), à cinquante degrés centigrades environ.

La température, est l'un des plus importants facteurs de l'environnement, car, elle influence le comportement et la physiologie des animaux.

Après avoir rappelé quelques unes des réactions globales ou quelques uns des réflexes déclenchés par ce facteur physique, nous allons examiner quelle est l'action de la température au niveau des différents composants du système nerveux.

Enfin, nous ferons le point sur les récepteurs classés comme thermiques, en insistant tout particulièrement sur ceux qui ont été étudiés chez les Insectes. Nous ne traiterons pas les récepteurs thermiques du système nerveux central des Mammifères, qui interviennent dans la régulation de leur température interne.

Ces données nous permettront de discuter l'influence de la température sur les différents récepteurs du Triatome.

(1) Exception faite de quelques groupes très primitifs (Tardigrades) et de quelques Insectes adaptés aux régions polaires (Fourmis, Guêpes, Carabes...). SALT (1958), BAUST & MILLER (1970), OHYAMA & ASAHINA (1972), ont montré que l'hémolymphe de ces Insectes en hiver, renfermait des produits (glycérol) évitant la formation de cristaux, aux basses températures. BAUST (1972) enregistre l'activité de fibres motrices et montre que l'activité neuromusculaire coordonnée, existe encore à -12°C .

1 - Les manifestations comportementales déterminées par la température

a) Chez les poïkilothermes.

- Thermopreferendum.

Les animaux présentent des réactions locomotrices leur permettant de se maintenir dans la zone de température qui convient le mieux à leur espèce; d'ailleurs, à certaines étapes de leur vie, la marge thermique permettant par exemple le développement et la maturation des organes sexuels, est encore plus réduite (PAPILLON & coll., 1972).

Expérimentalement, lorsque les animaux se trouvent mis en présence d'une large gamme de températures, ils se cantonnent dans une ou plusieurs zones étroites, appelées "preferendum thermique".

De nombreux dispositifs expérimentaux (orgues thermiques) permettent de mettre en évidence de telles réponses.

Avec des dispositifs semblables, il est aussi possible de déterminer la température seuil produisant une réaction d'évitement. GEBHARDT (1951), par des amputations progressives d'articles antennaires ou d'appendices, tente ainsi de localiser les récepteurs thermiques chez divers Insectes.

Les valeurs du "thermopreferendum" déterminées par ces techniques, ne concordent pas souvent avec celles obtenues dans des conditions naturelles par des écologistes. Du point de vue de la physiologie sensorielle, ces techniques permettent plus de mettre en évidence l'existence de nocicepteurs, que de localiser des thermorécepteurs.

- Conditionnement.

Pour essayer de préciser les limites de la sensibilité thermique, il est parfois possible de faire appel au conditionnement.

Ainsi, HERAN (1952), montre que les Abeilles sont capables, dans un appareil comportant un gradient thermique, de distinguer une température déterminée parmi d'autres. De même, SPÄTH (1967), conditionne des Poissons à répondre à des stimuli thermiques.

- Réactions transmises héréditairement.

La température joue chez certains animaux, le rôle d'un stimulus à valeur de signal, c'est-à-dire que sa perception va contribuer au déclenchement d'une réponse comportementale spécifique.

C'est ainsi que certains Reptiles (*Boidae* et *Crotalidae*), détectent et capturent leur proie (NOBLE & SCHMIDT, 1937).

Des Buprestes *Melanophila acuminata* (EVANS, 1964 & 1966), sont aussi attirés par les radiations infra-rouges vers les zones où se produisent les incendies de forêt, ils pondent dans les troncs d'arbres carbonisés.

Les Invertébrés hématophages utilisent aussi la température comme stimulus signe pour détecter leur hôte; de nombreux travaux ont été réalisés sur des Insectes : les Moustiques, les Puces, les Poux, les Punaises; certains Diptères (revue par HOCKING, 1971) ; sur des Acariens (LEES, 1948) et sur des Sangsues

Des Acridiens exposés au soleil ou à d'autres sources calorifiques, adoptent une posture particulière. SLIFER (1951, 1953), a utilisé cette "basking response" pour tenter de localiser les thermorécepteurs.

b) Chez les homéothermes.

Nous retrouvons également chez les Vertébrés supérieurs, des réactions de recherche d'un "preferendum thermique ", mais, des mécanismes physiologiques permettent à ces animaux de lutter efficacement contre le froid (graisse, fourrure ...) ou contre le chaud (transpiration, polypnée...); en maintenant ainsi constante leur température interne, ils sont moins dépendants des conditions de température du milieu.

L'homme manifeste aussi vis-à-vis de la température, un comportement qui l'amène, avec les moyens techniques dont il dispose, à se maintenir dans une gamme de température dite de "confort thermique".

2 - Influence de la température sur le tissu nerveux.

Nous venons de voir que la température détermine diverses manifestations comportementales; le système nerveux est donc informé d'une part sur la température externe et ses variations et, d'autre part sur la température interne du corps.

La température agit sur la plupart des processus métaboliques, aussi n'est-il pas simple de déterminer quels sont les éléments qui transmettent les informations thermiques.

Les techniques électrophysiologiques donnent des résultats apparemment plus faciles à exploiter que ceux obtenus par ailleurs, mais, ces renseignements ne permettent pas à eux seuls, de tirer une conclusion.

Aussi, avant d'aborder l'étude des récepteurs actuellement classés comme thermiques, nous allons faire rapidement le point sur les principaux effets de la température sur les différents éléments nerveux.

a) Action de la température sur les fibres nerveuses.

L'étude des effets de la température sur le potentiel de membrane et sur le potentiel d'action, a été effectuée par de nombreux auteurs.

HODGKIN & KATZ (1949) étudiant l'axone géant de Calmar, montrent que le potentiel de membrane est pratiquement constant jusqu'à 20°C, sa valeur moyenne est de 47 mV; il diminue de 10 mV environ entre 20 et 35°C. Le potentiel d'action diminue en amplitude faiblement de 2 à 20°C, sa valeur moyenne passant de 85 à 80 mV; mais cette diminution d'amplitude de l'influx, devient très rapide au dessus de 35°C et un blocage réversible apparaît entre 35 et 40°C.

DALTON & HENDRIX (1962), travaillant sur des axones de Homard trouvent, contrairement aux auteurs précédents, que le potentiel de membrane augmente de 8 à 10 mV lorsque la température s'élève de 2 à 16°C. Ces changements de potentiels sont deux fois plus importants que ceux prévus par le calcul, en considérant seulement l'action de la température sur les perméabilités ioniques passives de la membrane.

SENFTE (1967), suggère que ces changements de potentiel en fonction de la température, résultent de l'activité d'une pompe ionique électrogénique; pour tester cette hypothèse, il examine les effets d'inhibiteurs du métabolisme.

SHEA & coll. (1968) travaillant sur les nerfs dégainés des pattes de Crustacés, montrent l'importance de la composition ionique du liquide physiologique. Ils confirment en particulier les observations de DORAI RAJ & MURRAY (1962) selon lesquelles des concentrations faibles en calcium exagèrent l'excitabilité thermique; de plus, ils constatent que le seuil est plus élevé avec de faibles concentrations de potassium (2,5 mM/l) et plus bas avec des concentrations plus fortes (15 mM/l). La préparation devient inactive pour des concentrations de 30 mM/l.

Enfin les paramètres fonctionnels des fibres, dépendent aussi des conditions de température dans lesquelles les animaux ont été acclimatés durant les jours ou les mois qui précèdent l'expérience (CHATFIELD & coll. 1953; GRAINGER & GOLDSPIK, 1964; LAGERSPEZT et coll. 1967).

Chez les Insectes, BOISTEL (1960), constate que le potentiel de membrane de la fibre géante, augmente progressivement (de 70 à 100 mV environ) lorsque la température s'élève de 10 à 30°C. Avec cet auteur nous précisons quelles sont les modifications de l'activité électrique des fibres sous l'effet de variations de température (BERNARD, BOISTEL & HAMON, 1961). En présence de variations lentes de température, le seuil d'excitabilité s'abaisse aux températures élevées, et s'élève aux températures basses. Par contre, si la température varie rapidement, nous obtenons un abaissement des seuils lors d'une chute de température et une élévation des seuils lors d'un réchauffement (BERNARD, GAHERY & BOISTEL, 1965).

D'AJELLO & coll. (1967) étudient l'activité spontanée à différentes températures, sur des chaînes nerveuses isolées de Blattes; ces préparations présentent une fréquence d'influx maximale, pour la température proche de celle où les Insectes ont été maintenus dans les semaines précédant l'expérience.

Nous avons récemment (PICHON & BERNARD, en préparation) examiné les variations du seuil d'excitabilité d'un axone isolé de Blatte, avec la technique de "l'oil-gap" (PICHON & BOISTEL, 1966). Dans de telles conditions, une portion réduite de membrane active (100 μ de long sur 40 μ de diamètre), est irriguée par du liquide physiologique dont la température peut être modifiée rapidement. Nous avons utilisé le Ringer préconisé par CALLEC (1972) et contenant 5,4 mM de Ca^{++} .

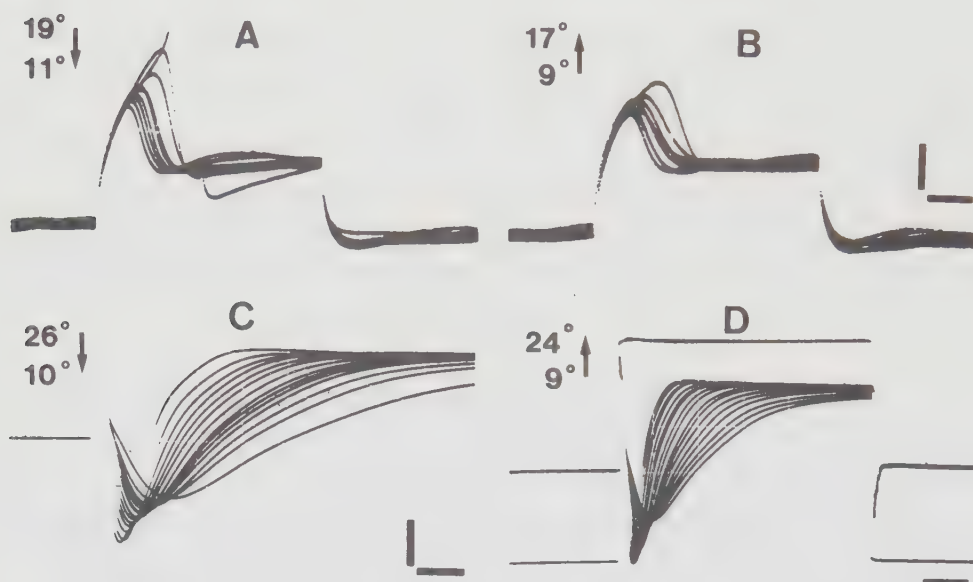


Fig.4 - Variation du potentiel (photo A et B) et des courants membranaires (photo C et D), sous l'influence de changements de température. Enregistrements obtenus sur une fibre géante de la chaîne abdominale de Blatte par la technique de la fibre isolée.

En A - Enregistrements consécutif du potentiel local pour des stimulations identiques pendant une chute de température de 19°C à 11°C. Nous enregistrons un balayage par degré. Le potentiel local au départ (19°C) a une amplitude de 12,5mV; quelques minutes plus tard (12°C), il mesure 19 mV et, à 11°C nous obtenons un potentiel d'action. Au froid le potentiel local dure aussi plus longtemps.

En B - Mêmes conditions expérimentales, mais la température est élevée de 9°C à 17°C. Au départ à 9°C, le potentiel local est réglé juste au dessous du niveau seuil pour le déclenchement d'un influx. Son amplitude diminue progressivement lorsque la température s'élève; de plus il apparaît plus vite et dure moins longtemps. Etalonnage pour A et B : 2msec. et 5 mV.

En C - Série d'enregistrements des courants membranaires (voltage imposé). La température baisse progressivement de 26°C à 10°C; nous enregistrons un balayage par degré. Le courant sodium (vers le bas) diminue, mais il apparaît plus tard et dure plus longtemps.

En D - Enregistrements superposés des courants membranaires lors d'une augmentation de température de 9°C à 24°C. Le courant sodium est plus intense et plus bref au chaud, qu'au froid.

Etalonnage : pour C: 0,2msec., pour D: 0,5msec., pour C et D : 50 mV.

La dépolarisation imposée, enregistrée en D est dans les deux cas de 50 mV.

Pour des variations rapides de température (10 degrés en 10 minutes environ, mais la vitesse n'est pas linéaire et elle est plus rapide au début), nous obtenons une baisse des seuils lors d'une chute de température. Sur la figure 4A nous observons une augmentation graduelle de l'amplitude de la réponse locale lors d'une baisse de température, le seuil est atteint pour 11°C et nous obtenons un influx.

Avec ce montage, il est possible d'utiliser la technique du voltage imposé et de mesurer les variations des courants ioniques, lors de changements de température et sous l'effet de substances bloquant sélectivement le courant sodique (T.T.X.) ou potassique (4 Amino-pyridine) HUE & coll. (1973).

En première analyse, il apparaît que l'amplitude maximale du courant sodium entrant, est plus faible à température basse qu'à température élevée, mais il dure plus longtemps (fig.4, C & D). Le courant potassium est moins affecté.

Nous avons obtenu une baisse des seuils pour une chute de température avec des préparations traitées par la 4 Amino-pyridine et où le courant potassium était pratiquement aboli.

Pour le moment, d'autres expériences et surtout une exploitation mathématique des courbes, sont nécessaires pour interpréter nos résultats.

Il semble cependant que l'hypothèse d'une accumulation d'ions K^+ autour de la fibre, soit à écarter et que la baisse des seuils résulte plutôt d'une modification de la cinétique des courants Na et K.

La température, en agissant sur les mécanismes ioniques passifs et actifs, modifie les caractéristiques des fibres et leur excitabilité.

L'environnement ionique exact des fibres nerveuses n'étant pas connu, en travaillant sur des nerfs dégainés ou maintenus en survie dans un milieu artificiel, on arrive à obtenir des préparations dont l'activité est affectée de façon très sensible par des variations de température.

Les auteurs travaillant sur de telles préparations, les considèrent comme des modèles de thermorécepteurs (DORAI RAJ & MURRAY, 1962; SHEA & coll., 1968); rien n'indique cependant que les thermorécepteurs fonctionnent ainsi.

b) Action de la température sur les synapses.

Le délai synaptique de la jonction neuromusculaire est fortement allongé par un abaissement de température (KATZ & MILEDI, 1965). La relation entre l'émission spontanée de transmetteur et la température est complexe; elle se décompose en général en trois phases : une portion en dessous de 20°C, dans laquelle la fréquence des PPSEs miniatures augmente avec l'élévation de la température ; une région entre 20 et 30°C où la fréquence décroît avec la température et enfin, au dessus de 30°C où la fréquence augmente rapidement lorsque la température croît.

Les enregistrements effectués au niveau de neurones ganglionnaires de l'Escargot (KERKUT & RIDGE, 1961), de l'Aplysie (MURRAY, 1966; CARPENTER, 1967) montrent que suivant les cellules testées, on observe soit une augmentation, soit une diminution de la fréquence des influx; des cellules non autoactives émettent des bouffées d'influx, d'autres silencieuses s'activent. La température agit sur tellement de facteurs en même temps (potentiel de membrane, niveau critique d'émission des influx, fréquence et amplitude des potentiels synaptiques...), qu'au niveau de structures aussi complexes que les différents neurones d'un ganglion, il n'est guère possible d'espérer observer des effets facilement interprétables.

Chez les Insectes, nous avons montré que le potentiel cercal global déclenchant une réponse au niveau de la synapse du 6ème ganglion abdominal de la Blatte, était plus ample à basse température, qu'à haute température (BERNARD, GAHERY & BOISTEL, 1965). Une étude à l'échelon unitaire, maintenant envisageable avec la technique développée par CALLEC (1970), permettrait peut-être d'apporter des précisions en ce qui concerne l'action de la température sur les PPSEs et les PPSIs unitaires.

c) Action de la température sur l'activité des divers récepteurs.

Après ce que nous venons de voir, et sachant que les récepteurs ont la même constitution que le tissu nerveux, il est bien normal de retrouver aussi une influence similaire de la température.

- Chez les Invertébrés.

Des sensilles d'Insectes indiscutablement considérées comme mécanoréceptrices (THURM, 1963; SMOLA, 1970), soumises à une élévation de température, répondent par une augmentation d'amplitude de leur potentiel de récepteur et une accélération de rythme.

Les rythmes des cellules mécanoréceptrices et photosensibles du ganglion de l'Ecrevisse, sont aussi affectés par la température (BURKHARDT, 1959; LARIMER, 1967).

En ce qui concerne les chimiorécepteurs, de nombreux travaux ont été effectués sur les sensilles du labium et des tarse de Mouches. HODGSON (1956), conclut à un effet de la température; pour DETHIER & ARAB (1958), puis DE FOREST MELLON (1961), les variations de la température de la solution stimulante entre 0 et 24°C, n'affectent pas notablement la réponse. GILLARY, (1966) effectue une étude critique des techniques de stimulation utilisées par les différents auteurs; il montre que la température du liquide à la pointe de la micropipette, est notablement abaissée par l'évaporation, surtout lorsque l'humidité relative de l'air est faible; dans de telles conditions, la concentration de la solution est également affectée. En prenant les précautions expérimentales nécessaires pour contrôler la température et la concentration à la pointe de la micropipette, GILLARY montre que la réponse est fortement dépendante de la température. UEHARA & MORITA (1972) effectuent une étude quantitative et montrent que l'amplitude stationnaire des potentiels lents induits par des stimulations du récepteur au sel et du récepteur au sucre, diminue de 50 à 80% lorsque la température est abaissée de 28 à 12°C. L'amplitude du potentiel de récepteur de la cellule à l'eau, n'est pas dépendante des changements de température.

Les variations du rythme de base des récepteurs olfactifs, ont été examinées par LACHER (1964). Selon cet auteur, l'activité de repos des récepteurs olfactifs de l'antenne d'Abeille, diminue lorsque la température est élevée (de 25 à 50°C); à l'inverse, l'activité des récepteurs au gaz carbonique, est augmentée lors d'une élévation de température. KAY (1971), compare l'amplitude et la forme du potentiel de récepteur des sensilles olfactives de l'antenne de la Mouche, à trois températures (6, 22 et 28°C); l'amplitude la plus importante est obtenue au froid (1).

(1) Il y a plusieurs neurones à la base de chaque sensille. Rien ne permet de préciser qu'une des cellules réceptrices, n'est pas spécifiquement sensible au froid et que c'est de ce fait que le potentiel de récepteur est plus ample au froid.

- Chez les Vertébrés.

ISHIKO & LOEWENSTEIN (1961) ont étudié l'action de la température sur le potentiel de récepteur d'un corpuscule de Pacini. La pente et l'amplitude de cette réponse lente et graduée, augmentent avec la température, les Q_{10} étant respectivement de 2,5 et de 2.

PAINTAL (1970), examinant la fréquence de décharge des récepteurs à l'étirement pulmonaires et des chimiorécepteurs aortiques chez le Chat, constate que la fréquence diminue ($Q_{10} = 2,5$) lors d'un abaissement de la température.

Chez les Poissons, l'activité de certains récepteurs cutanés, par ailleurs sensibles à d'autres modalités, est tellement influencée par la température et surtout par de petites baisses de température, que certains auteurs ont considéré ces récepteurs comme thermiques. Un des cas les mieux connus, est celui des ampoules de Lorenzini localisées sur la tête de Poissons Elasmobranches. Ces récepteurs montrent une grande sensibilité à la température (SAND, 1938 ; HENSEL, 1952 ; MURRAY, 1960), de faibles chutes de température provoquent de nets changements de rythme ; mais ces récepteurs sont aussi sensibles à des déformations, à des modifications de pression et aux champs électriques (KALMIJN, 1971). En l'absence d'expériences montrant que les Elasmobranches manifestent des réactions comportementales vis-à-vis de la température, divers auteurs dont LOEWENSTEIN (1961), pensent que les récepteurs des ampoules de Lorenzini, ne peuvent plus être considérés comme des récepteurs thermiques.

SPATH (1967), montre qu'il est possible d'entraîner un Poisson rouge à répondre à une stimulation thermique. L'activité des terminaisons nerveuses de la tête et du corps du Poisson, n'est influencée par des stimuli thermiques, que lorsqu'ils accompagnent une stimulation mécanique. Les enregistrements électrophysiologiques montrent que la réponse des mécanorécepteurs, est fortement dépendante de la température ou des variations de température de la petite boule de verre utilisée pour déformer la peau.

Chez les vertébrés supérieurs, dans un travail récent, DUCLAUX & KENSHALOC (1972), étudient particulièrement la sensibilité des mécano-récepteurs à adaptation lente, en fonction de la température et des changements de température.

Les réponses enregistrées par électrophysiologie, sont très semblables chez le Chat et le Singe rhésus.

Le rythme de base pour des températures stables, augmente avec la température, le maximum est atteint à 37°C avec 5,4 influx/seconde, l'activité décroît à 40°C et il n'y a plus aucune activité à 50°C.

Les récepteurs sont très sensibles aux variations dynamiques. Une augmentation de température, produit une réduction marquée et même un arrêt de l'activité; alors qu'un refroidissement, s'accompagne d'une augmentation phasique d'activité, mais, au bout d'une dizaine de secondes, s'instaure un nouveau rythme de base plus lent que le rythme de départ.

Le pic maximum d'activité est atteint pour 40°C, alors que pour les récepteurs du froid, le maximum se situe vers 25°C.

Deux faits permettent de penser que ces récepteurs ne contribuent pas aux sensations thermiques.

- D'une part ils ne sont pas affectés par un froid radiant, alors que ce type de stimulation provoque chez l'homme une sensation de froid.

- D'autre part, des déterminations psychophysiques du seuil du froid, montrent que ce seuil augmente progressivement lorsque la température de la peau est adaptée à des valeurs supérieures à 36°C.

Cette observation peut s'interpréter en considérant la diminution de la sensibilité dynamique au froid des récepteurs au froid, mais, elle est difficilement conciliable avec l'augmentation de la sensibilité dynamique constatée électrophysiologiquement dans cette gamme de température lors de l'étude de ces récepteurs.

3 - Les récepteurs thermiques.

a) Chez l'Homme, (cas particulier)

La possibilité de donner des réponses verbales et d'effectuer une analyse introspective de ses sensations, permet d'obtenir en expérimentant sur l'être humain, des précisions d'un ordre différent de ce qui peut être obtenu chez l'animal.

Chez l'homme, en déplaçant sur la peau une pointe métallique mousse, dont la température est inférieure ou supérieure à celle de la peau, on met en évidence l'existence de points de froid et de points de chaud.

Deux sensations différentes sont obtenues à partir de la stimulation, par un abaissement de température d'un point de froid, ou par une élévation de température d'un point de chaud.

Les deux types de points sont localisés différemment et la densité des points de froid est supérieure à celle des points de chaud.

Les points de chaud ne peuvent être stimulés par un abaissement de température, par contre, les points de froid réchauffés au delà de 45°C déterminent une sensation de froid, qualifiée de paradoxale.

b) Chez les Mammifères

ZOTTERMAN dès 1936, a découvert chez le Chat, par électrophysiologie, des récepteurs réagissant au chaud et au froid; les études ont été effectuées sur les nerfs linguaux disséqués, pour ne conserver que quelques fibres. Deux types de récepteurs sont ainsi mis en évidence: les récepteurs du froid, et les récepteurs du chaud (ZOTTERMAN, 1953).

- Les récepteurs du froid.

Ils émettent un rythme d'influx (5 - 10 par seconde) dont la fréquence est fonction de la température.

La fréquence est maximale pour une température donnée entre 25 et 35°C suivant les récepteurs, et elle est plus basse pour des températures inférieures ou supérieures. A chaque niveau stable de température, correspond une fréquence stationnaire.

De plus, ces récepteurs répondent à une baisse rapide de température, par

une augmentation transitoire de leur rythme. La fréquence et la durée de cette réponse phasique, dépendent de l'amplitude et de la vitesse de la chute de température, mais aussi du niveau thermique où s'effectue cette variation (HENSEL & ZOTTERMAN, 1951).

Lors d'une élévation rapide de température, le rythme de ces récepteurs diminue ou même s'arrête transitoirement.

L'étude électrophysiologique, permet d'interpréter la sensation de froid paradoxal. En effet, la fréquence des récepteurs du froid diminue puis s'annule pour des températures supérieures à 35-40°C ; mais, ces récepteurs s'activent à nouveau pour des températures supérieures à 45-47°C (fig.5).

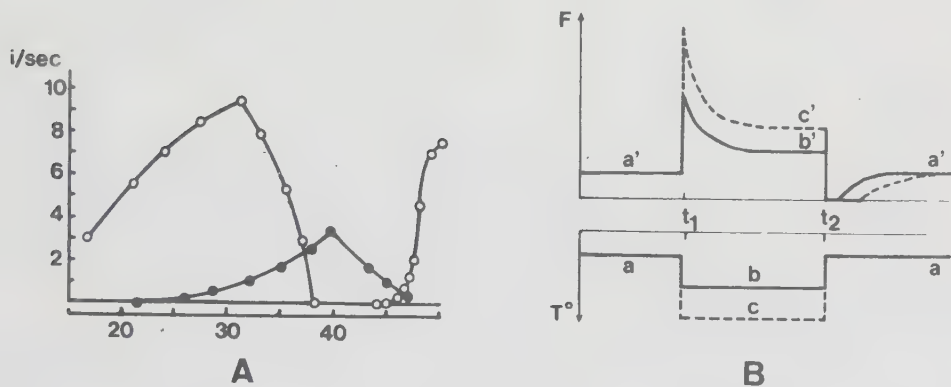


Fig.5 - Fréquence des influx dans les fibres des récepteurs thermiques des mammifères (langue du chat), exprimée en fonction de la température des terminaisons nerveuses.

A - Symboles creux : fréquence stationnaire pour une fibre du froid. Pour une température inférieure à 38°C et jusqu'à 31°C, la fréquence s'accroît; pour un réchauffement excessif supérieur à 45°C, la fréquence s'accroît aussi.

Symboles pleins : Activité d'une fibre réceptrice du chaud: la fréquence maximale (3 par seconde) est atteinte pour 40°C. D'après DODT et ZOTTERMAN (1952).

B - Variations dynamiques de la réponse d'un récepteur du froid lors d'une chute de température de 2°C (partie inférieure du schéma). Augmentation transitoire de la fréquence, suivie d'une stabilisation à un niveau plus élevé. Le rythme est inhibé lors du retour à la température normale. Les fréquences stationnaires a, b, et c correspondent respectivement aux températures a', b' et c'. D'après HENSEL et ZOTTERMAN (1951).

C'est pour ces valeurs que l'on obtient chez l'homme, une sensation dite de froid paradoxal lors de la stimulation d'un point de froid.

Comme la courbe de réponse présente un maximum, à une même fréquence correspondent deux températures et l'information transmise par ces récepteurs apparaît ambiguë.

IGGO (1969), examine électrophysiologiquement les thermorécepteurs de Primates. En enregistrant des activités unitaires à partir de dissections de nerfs périphériques, il retrouve des récepteurs du froid dans des zones de peau glabre et dans des régions poilues. Il établit des courbes de l'activité statique et dynamique de sensibilité, avec un maximum d'activité à 30°C ; mais, curieusement, les influx des thermorécepteurs du froid des Primates, arrivent en bouffées, séparées d'intervalles de silence, pour des températures entre 18 et 40°C.

Ces volées d'influx ne sont pas synchrones avec l'électrocardiogramme, et ne sont pas affectées par des variations de la pression artérielle. Dans ces récepteurs au froid des Primates, la courbe de réponse pour des températures stationnaires, présente toujours un maximum, mais pour 10°C en dessous, les influx apparaissent en bouffées, alors que pour 10°C au dessus du maximum de fréquence stationnaire, la décharge est plus régulière. L'information nous semble ainsi moins ambiguë que dans le cas des thermorécepteurs du froid des autres Vertébrés.

En tenant compte non plus de la fréquence globale des influx, mais de la fréquence maximale dans chaque bouffée, la sensibilité apparaît rehaussée près du maximum. Mais nous ne savons pas ce qui est pris en compte au niveau du système nerveux central.

Cet auteur retrouve par électrophysiologie dans la langue du Chien, des récepteurs du froid sans bouffée, mais parfois un ou deux potentiels d'action manquent dans un train régulier d'influx, et de plus il note la présence de doublets ou de triplets.

Tous ces récepteurs au froid sont insensibles aux stimulations mécaniques.

- Les récepteurs du chaud.

Ces récepteurs découverts par ZOTTERMAN (1936) dans la langue du Chat, et étudiés particulièrement par DODT & ZOTTERMAN (1952), émettent une décharge stationnaire pour des températures stables comprises entre 20 et 47°C, le maximum se situe entre 37,5 et 40°C, la fréquence unitaire varie entre 1,5 et 3,7 influx par seconde.

Une augmentation rapide de température produit un accroissement transitoire du rythme, cet accroissement est fonction de la vitesse du changement et de son amplitude.

De tels thermorécepteurs sont retrouvés chez divers Mammifères, au niveau de la langue, de la peau, du tronc et des membres, chez le Chat, le Chien et le Rat (IGGO, 1969).

- *Remarque critique.*

Les études psychophysiques mettent en évidence chez l'Homme, des points de froid et des points de chaud.

Les études électrophysiologiques chez les Mammifères (1), montrent l'existence de deux types de récepteurs réagissant de façon antagoniste aux abaissements et aux élévations de température, d'où, les deux dénominations de récepteur du chaud (warm receptor) et de récepteur du froid (cold receptor).

Chez les Mammifères, puis chez les Invertébrés, il nous semble qu'il eut été préférable de parler de récepteur dont le rythme de base est accéléré au froid, et de récepteur dont le rythme de base est accéléré au chaud. Mais, pour éviter l'emploi de périphrases, nous conserverons les termes consacrés par l'usage de récepteur du froid, en précisant bien cependant, que nous définissons ainsi un thermorécepteur qui, testé par des techniques électrophysiologiques, présente une augmentation transitoire de rythme lors d'un refroidissement, et un ralentissement ou un arrêt d'activité, lors d'un réchauffement. Le récepteur du chaud réagit de façon inverse.

Nous pensons que c'est ainsi que l'entendent la plupart des auteurs qui utilisent ces termes.

c) Les récepteurs à l'infra-rouge des Serpents.

Ces organes sont des récepteurs thermiques les plus sensibles qui soient connus dans le règne animal.

Le nombre d'influx augmente lors d'une élévation de température (+500 i/sec/°C), et le seuil pour les *Crotalidae* est de $3,15 \times 10^{-4}$ cal/cm⁻²/sec⁻¹, (BULLOCK & BARRET, 1968).

(1) Chez l'Homme, seuls des récepteurs du froid ont été identifiés par des méthodes électrophysiologiques, mais des preuves indirectes indiquent l'existence de récepteurs au chaud innervés par des fibres de type C non myélinisées (HENSEL, 1974).

De nombreux travaux d'électrophysiologie, dont ceux de BULLOCK & COWLES (1952), BULLOCK & DIECKE (1956), permettent de préciser que les récepteurs sont influencés plus, par des radiations infrarouges que par la température de l'air, et ne sont pas sensibles aux vibrations.

BLEICHMAR & DE ROBERTIS (1962), ont effectué des examens au microscope électronique, de la partie sensorielle des fossettes. Ils n'y trouvent qu'une grande concentration de fines ramifications nerveuses non myélinisées.

TERASHIMA & coll. (1967), enregistrent un potentiel lent, graduable, au niveau de la membrane innervée.

Pour déterminer quel est le processus primaire de réception, HARRIS & GAMOW (1971), enregistrent des potentiels évoqués corticaux, déclenchés par flashes fournis par un laser qui émet des radiations infrarouges monochromatiques d'une longueur d'onde de 10µm. Ils concluent que le récepteur opère sur un principe thermique et non photochimique.

d) Les thermorécepteurs des Insectes.

- Avant 1964.

Dans sa revue sur l'antenne d'Insecte (revue bibliographique de la période avant janvier 1963), SCHNEIDER (1964), ne consacre que quelques lignes à la thermoréception; il précise que s'il est un fait bien établi, que de nombreux Insectes, sinon tous, possèdent des thermorécepteurs sur leurs antennes, on ne trouve que des considérations théoriques sur les sensilles pouvant être impliquées dans cette réaction.

Dans les revues traitant de la thermoception et datant d'une dizaine d'années, HOFFMANN (1961), ABDULLAH (1961), MURRAY (1962 b), il y a peu de choses sur les Arthropodes. Les auteurs reprennent l'hypothèse de WIGGLESWORTH & GILLET (1934) concernant les sensilles à parois épaisses du *Rhodnius* en indiquant les arguments avancés: " la grande abondance du type (iii) et conjointement la remarquable sensibilité de l'antenne à la température, suggère que ce type de sensille peut percevoir les stimuli thermiques, mais nous n'avons aucune autre preuve pour cela".

Plusieurs auteurs à cette date (1964), ont montré par électrophysiologie, que des ganglions et des récepteurs d'Insectes, ont leur activité modifiée par la température; nous avons passé quelques exemples en revue dans les paragraphes précédents.

KERKUT & TAYLOR (1957), publient un article intitulé :
 " Un thermorécepteur dans le tarse de la Blatte *Periplaneta americana* ";
 les enregistrements sont obtenus au niveau du nerf de la patte. Vu les fortes chutes de température nécessaires (7°C), pour obtenir une réponse à partir de la température ambiante de 22°C; nous pensons maintenant, avec le recul, qu'il serait peut-être préférable de classer ces résultats dans la rubrique : action de la température sur le tissu nerveux.

SLIFER (1951), décrit chez le Criquet *Locusta migratoria*, des zones cuticulaires paires localisées sur la tête " les croissants antennaires", et sur l'abdomen " les fenêtres". La cuticule de ces plages est plus mince et sa structure est différente de celle des autres régions du corps.

Dans ses expériences comportementales, l'auteur met à profit deux réactions à des stimuli à valeur de signal pour les Acridiens.

- La première a été décrite par VOLKONSKY (1939) sous le nom de menakinèse. C'est la position adoptée par les Criquets exposés au soleil, tant que la température de leur corps n'atteint pas 35 - 40°C.

En ambiance froide, les Criquets s'orientent vers une source artificielle de lumière et de chaleur et, arrivés à proximité, adoptent une posture caractéristique. Leur corps est incliné de telle façon que le plan sagittal soit perpendiculaire aux radiations: l'antenne du côté éclairé est abaissée, l'abdomen est abaissé, la patte postérieure du côté exposé est pliée, et le fémur est rabattu sous l'abdomen.

SLIFER montre que dans la majorité des cas, les Insectes dont le croissant antennaire gauche a été détruit, tournent le côté droit de leur corps vers une source artificielle de lumière et de chaleur (ampoule électrique).

Les animaux non traités, n'ont pas de côté préférentiel.

- La deuxième réaction utilisée, a été décrite par GEIST (1928): les Criquets abaissent leur antenne lorsque leur capsule céphalique est chauffée localement.

En utilisant des caches masquant ou non la base antennaire et le croissant, SLIFER constate que la réaction d'abaissement ne se produit que lorsque cette dernière région est exposée.

SLIFER (1953, 1957), décrit chez de nombreuses autres espèces de Criquet, des plages similaires, qu'elle qualifie d'aires spécialisées sensibles à la chaleur (specialized heat sensitive area).

Nous avons tenté, par des techniques électrophysiologiques, d'enregistrer l'activité de ces structures chez le Criquet (BERNARD, 1962 non publié), en enregistrant sur les diverses branches du nerf tégumentaire; mais, nous n'enregistrons que l'activité des récepteurs tactiles du front. WEIR (1957) qui a également travaillé sur ce problème, n'a pas eu plus de résultats électrophysiologiques.

Ces insuccès peuvent être dus à diverses raisons techniques et ils ne permettent pas à eux seuls, de réfuter l'hypothèse émise par SLIFER.

Par contre, après l'analyse critique effectuée par MAKINGS (1964), il n'est plus possible de continuer à considérer les croissants antennaires et les fenêtres de l'abdomen, comme des structures thermoréceptrices.

Cet auteur montre d'une part que les modifications comportementales obtenues par la destruction des croissants antennaires, peuvent également s'observer en endommageant d'autres parties de la cuticule céphalique. D'autre part, la réaction d'abaissement de l'antenne est obtenue aussi, et plus rapidement, en stimulant avec l'extrémité d'un fil métallique chauffé, la base du scape ou les membranes articulaires.

MAKINGS montre de plus que la destruction de toutes les structures proposées comme thermoréceptrices ("SLIFER's patches"), ne réduit pas les possibilités du Criquet, que ce soit pour s'orienter, ou pour prendre la posture caractéristique en face d'une source de chaleur.

L'antenne est sensible à la température et, contrairement à ce qui se produit lorsqu'on endommage une zone cuticulaire, l'Insecte dont une antenne est détruite, expose le côté opéré à la source de radiations.

- Après 1964.

LACHER (1964), teste par microélectrodes à l'échelon unitaire, l'activité des récepteurs des différentes sensilles de l'antenne des Abeilles, et, pour la première fois, il apporte des arguments électrophysiologiques en faveur de l'existence de thermorécepteurs chez les Insectes.

Il confirme les travaux de HERAN (1952) qui avait dressé des Abeilles à distinguer deux températures différentes et qui pensait que les récepteurs se trouvaient sur les antennes.

En étudiant les récepteurs des *sensilla ampullacea* et des *sensilla coeloconica*, LACHER trouve des cellules qui ne réagissent qu'à des stimuli thermiques. Le rythme des influx de tels récepteurs est augmenté d'une manière phasico-tonique lors d'une chute de température, et, lors du retour à la température ambiante, la fréquence passe par une valeur minimale. Ces thermorécepteurs dont le rythme d'activité augmente lors d'une chute de température et ralentit ou s'arrête lors d'un réchauffement, ont des réactions similaires aux récepteurs du froid des Vertébrés. Une différence existe toutefois: la fréquence de leur rythme de base à des niveaux stationnaires de température, diminue lorsque la température s'élève, et, la plupart n'émettent plus d'influx pour des températures stables supérieures à 40 - 45°C.

LOFTUS (1966) identifie sur l'antenne de la Blatte *Periplaneta americana*, un récepteur qui répond spécifiquement à la température. Un refroidissement produit une augmentation transitoire du rythme, alors qu'un réchauffement ralentit ou arrête le rythme.

L'auteur, avec un soin particulier, recherche si ce récepteur n'est pas sensible à d'autres modalités sensorielles. Il teste ainsi: les courants d'air à différentes humidités, les stimuli mécaniques, les sons, la lumière et un grand nombre de stimuli olfactifs sous la forme de vapeurs, de produits chimiques purs ou d'odeurs provenant de substances nutritives (poisson, fromage, fruits ...), de congénères (abdomens écrasés de femelles vierges). Il est bien sûr impossible de tester toutes les odeurs existantes, mais, comme l'activité du récepteur n'est affectée par aucun de ces stimuli, on peut penser que ce récepteur répond unimodalement à la température.

Dans les deux notes suivantes, LOFTUS (1968, 1969), fait une analyse détaillée du mode de réaction des récepteurs thermiques, aux températures stables, aux changements rapides, et aux changements lents de température.

- Les courbes obtenues, pour des niveaux de température stable entre 17 et 37°C, passent par un maximum; mais, la mesure de la fréquence de nombreux récepteurs pour une température donnée, montre l'existence de variations importantes (de l'ordre de 20%), lorsque cette fréquence est déterminée plusieurs fois pour le même récepteur, pour des températures stables très voisines. En se basant sur la valeur de la fréquence, le récepteur se comporte comme un mauvais thermomètre, pour les températures stables.

- Pour des changements rapides de température, l'amplitude du pic de la réponse (fréquence instantanée), dépend de la chute de température, mais aussi de la température de départ.

Une deuxième chute de température rapide, renouvelée 1,5 seconde après un réchauffement, donne un pic de fréquence de 15% en moyenne plus faible que le premier..

Le décours de la courbe de fréquence instantanée exprimée en fonction du temps, avec des doubles coordonnées logarithmiques, montre trois phases linéaires, une montante et deux descendantes, suivies par une quatrième phase de récupération.

Les valeurs de la fréquence instantanée, même déterminées à partir de 10 influx consécutifs, cessent de transmettre des informations non ambiguës sur l'amplitude du stimulus après 300 msec environ.

La fréquence moyenne calculée à partir du nombre d'influx par tranche de 100 msec pendant les 800 premières msec après le début de la stimulation, permet d'obtenir une relation plus précise en fonction de la variation de température ΔT , que la courbe obtenue avec des fréquences instantanées.

Sur une courbe dans l'espace, établie en exprimant la fréquence instantanée en fonction du temps et de la chute de température, on remarque que la pente de la courbe des fréquences en fonction de la chute de température, diminue lorsqu'on augmente l'amplitude de la chute de température. Plus on l'examine longtemps après le début de la stimulation, moins la pente est forte.

La sensibilité d'un récepteur moyen est estimée à 155 influx/sec/°C.

Des intervalles plus longs entre les influx se produisent lors d'augmentations rapides de température ; traduites en fréquences, elles donnent des valeurs de l'ordre de 0,1 i/sec./°C. Aussi, ces fréquences minimales permettent d'établir des relations quantitatives avec l'augmentation de température et laissent supposer que ces récepteurs peuvent transmettre au système nerveux central des informations sur le réchauffement.

- LOFTUS (1969) soumet les récepteurs thermiques de la Blatte à des changements lents de température : le récepteur répond à ces oscillations lentes avec des oscillations de fréquence qui sont largement en avance sur celles de la température, et légèrement en retard sur les oscillations correspondantes de la vitesse des changements de température.

L'analyse de ces parentés de phases, montre que le récepteur répond à la fois aux vitesses des changements de température (dT/dt) et aux températures instantanées; l'accélération du changement de température (d^2T/d^2t) apparaît inefficace.

SCHOONHOVEN(1966), travaillant sur les antennes et les palpes maxillaires de larves de Lépidoptères, montre par des enregistrements au niveau des nerfs, que quelques cellules sont activées lors de chutes de température. Il pense qu'il s'agit de thermorécepteurs en raison du petit nombre de neurones qui réagissent, sur la trentaine de cellules réceptrices présentes. DETHIER & SCHOONHOVEN(1968), suggèrent que les thermorécepteurs et les récepteurs à l'humidité des antennes et des palpes des larves de Lépidoptères, permettent à ces Insectes d'obtenir des informations sur l'état de turgidité des feuilles qui servent à leur alimentation.

WALDOW (1970), fait une étude très complète de la réponse des trois cellules réceptrices qui innervent les sensilles coeloconiques de l'antenne du Criquet migrateur. L'activité de deux de ces récepteurs est influencée par la teneur en eau de l'air et aussi par la température; la troisième unité réagit surtout à la température et faiblement à l'humidité. (L'auteur pense que les faibles réactions aux changements d'humidité, résultent des variations de la température).

Le rythme de base de la cellule thermoréceptrice augmente continuellement pour des températures stationnaires entre 20 et 30°C.

Une réponse dynamique est obtenue lors d'un refroidissement, l'augmentation de fréquence (50 à 70 i/sec) est moindre que dans le cas des récepteurs de la Blatte (200 à 300 i/sec) et l'excitation diminue aussi plus lentement.

Lors de chauffages, soit par le rayonnement d'une lampe, soit par de l'air chaud, le rythme diminue ou s'annule.

CHAPITRE II.

MATERIEL ET METHODES.

A - TECHNIQUES D'ELEVAGE DES PUNAISES HEMATOPHAGES.

Les Réduvides sont utilisés comme animaux de laboratoire, en particulier depuis les travaux de WIGGLESWORTH. Plusieurs techniques d'élevage ont été décrites, elles sont inspirées de celle de BUXTON (1930). De bons résultats sont obtenus si ces Insectes peuvent s'alimenter directement en piquant divers animaux domestiques : Pigeon, Poulet, Cochon d'Inde, Lapin, Chèvre, Mouton. Ces deux derniers Mammifères sont employés plus spécialement pour l'obtention d'élevage en masse: 4000 adultes par semaine (GARDINER & coll., 1972).

L'alimentation artificielle est possible avec du sang défibriné maintenu à 40°C environ; l'Insecte pique et se gorge au travers de membranes artificielles: latex ou parafilm (HARRINGTON, 1960; FRIEND, 1965). Mais dans ces conditions d'élevage, uniquement sur milieu artificiel, le pourcentage d'adultes, obtenu est très faible (GARDINER & MADORELL, 1972)

Deux Punaises adultes, mâle et femelle, *Triatoma infestans*, sont représentées sur la figure 6. Nous maintenons nos Insectes dans des tubes de verre de 45 mm de diamètre et de 95 mm de longueur, fermés par un morceau de tissu de nylon. Quelques rondelles de papier filtre au fond du tube et un papier filtre plié en accordéon, servent de support aux Insectes et absorbent les excréments. Tous les tubes sont réunis dans une étuve obscure maintenue à 28°C; plusieurs bacs contenant de l'eau assurent une humidité relative de 48% environ.

Tous les quinze jours, l'ouverture des tubes est maintenue pendant 1/2 heure environ sur la peau rasée du ventre d'un Lapin, les Insectes piquent au travers des mailles du bas de nylon. Nous utilisons deux lapins adultes que nous attachons sur le dos; une boîte de contreplaqué percée de huit trous du diamètre des tubes, ceinture leur abdomen (fig.6). Cette boîte est munie d'un couvercle, ainsi les Punaises sont à l'obscurité. Cette condition n'est pas indispensable pour les *Rhodnius* ; mais, pour les Triatomes, l'obscurité réduit le nombre des Insectes qui ne s'orientent pas.

Tous les deux ou trois mois, nous changeons les animaux de tube, en renouvelant les papiers filtres. Les oeufs sont regroupés à 20 environ par tube, alors que les larves âgées et les adultes sont réunis par groupes de huit. Le nombre de mâles adultes par tube, égale celui des femelles adultes.

Pour les expériences sur les sensilles des antennes, nous prélevons chaque jour les imagos qui ont mué et nous les conservons à jeun par groupe de 2 ou 3. Ils sont utilisés dans les jours qui suivent, mais après la mue avec un seul repas ils survivent plusieurs mois.

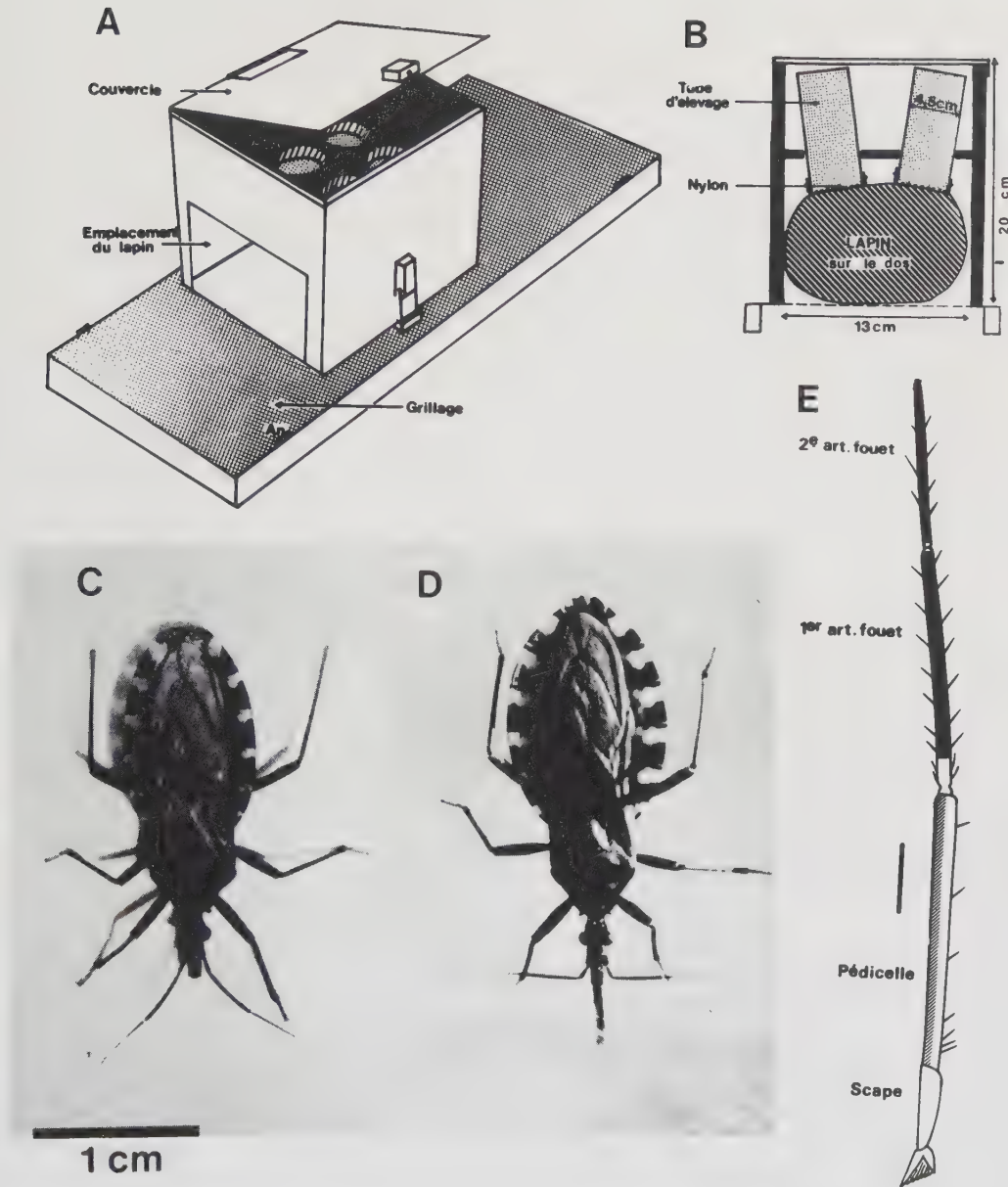


Fig. 6 - Schéma du dispositif (A : en perspective, B : en coupe) utilisé pour nourrir les triatomines. Le lapin est attaché sur le dos et ceinturé par la boîte en contreplaqué. Le ventre du lapin est rasé et les triatomines piquent au travers des mailles du tissu de nylon qui ferme leur tube.
An. : ancrage des lanières pour attacher les pattes du lapin.

En C - Nous avons photographié un Triatome adulte mâle, au début de la phase d'orientation.

En D - Un Triatome femelle (l'abdomen de la femelle est plus large et indenté à sa partie postérieure). L'Insecte a déplié son rostre et en applique l'extrémité sur la peau du ventre d'un Lapin où il insère ses stylets.

En E - Une antenne droite schématisée est vue par sa face interne ; la face supérieure est à droite (voir détails planche V).

Étalonnages - En C & D : 1cm ; en E : 1mm.

B - TECHNIQUES D'OBSERVATION DES SENSILLES.

1 - Microscopie optique.

Les loupes binoculaires ayant des grossissements insuffisants, nous utilisons un microscope disposant d'un éclairage par l'intérieur de l'objectif (dispositif ultropak: Leitz). Cet appareil permet l'observation des sensilles et le contrôle de l'insertion des microélectrodes. il présente cependant deux inconvénients:

- Les images sont inversées, ce qui nécessite un entraînement pour travailler avec des micromanipulateurs sans inversion de mouvement (type Leitz).

- La faible distance frontale limite considérablement le secteur des sensilles pouvant à la fois être bien visibles et atteintes par la pointe de la microélectrode.

2 - Microscopie électronique.

a) A balayage.

Pour que les organes à observer (antennes, rostrs), soient propres et non souillés d'excréments, il est préférable de les prélever sur des animaux isolés depuis la mue. Pour éviter des dépôts d'hémolymphe coagulée sur les pièces disséquées (stylets, organes épipharyngiens), ces dernières sont lavées dans du liquide physiologique avant leur déshydratation par des bains d'alcool éthylique.

Après passage dans l'alcool absolu, les organes séjournent pendant 10 minutes environ dans de l'acétone, puis ils sont orientés et collés sur un support avec de petites gouttes de vernis à ongle.

Avant l'observation, les pièces sont ombrées sous vide, au carbone, puis à l'or.

Les pores des sensilles antennaires sont plus facilement observables sur des Insectes ayant mué la veille du prélèvement et après un séjour des antennes dans du chloroforme pendant 1/2 journée et dans de l'acétone pendant une nuit.

Les stylets ont tendance à s'enrouler et à se déformer, on limite en partie cet inconvénient, en réalisant une déshydratation très progressive.

b) A transmission.

Les quelques coupes que nous présentons, ont été fixées à la glutaraldéhyde et au tétroxyde d'osmium, incluses à l'araldite, puis contrastées à l'acétate d'uranyl et au citrate de plomb.(1)

(1) Les coupes pour l'observation au microscope électronique à transmission, ont été réalisées au Laboratoire de Biologie Cellulaire de la Faculté des Sciences Biologiques de Rennes. Nous remercions Monsieur le Professeur MAILLET qui nous a permis cette étude.

C - TECHNIQUES ELECTROPHYSIOLOGIQUES.

1 - Liquides physiologiques.

Pour nos enregistrements sur les nerfs, nous utilisons le liquide physiologique additionné d'un tampon phosphate comme le préconisent YAMASAKI & NARAHASHI (1959).

Les neurones des stylets sont protégés par l'organe styligène. Il est possible d'effectuer le montage du nerf sur les électrodes directement dans l'hémolymphe, l'adjonction de liquide physiologique pendant la dissection n'apporte pas de modifications notables.

Les micropipettes de verre utilisées comme microélectrodes, ne peuvent être remplies avec ce liquide car à l'ébullition il se produit des précipités. Nous utilisons un liquide physiologique préconisé par ROEDER (1948); ce liquide semblait satisfaisant mais, avec un type de sensilles (les sensilles coeloconiques), nous avons obtenu de nombreuses fois au lieu d'une réponse rythmique régulière (lors d'une stimulation par le stimulus spécifique: l'air humide), des salves de deux ou trois potentiels (fig.7).

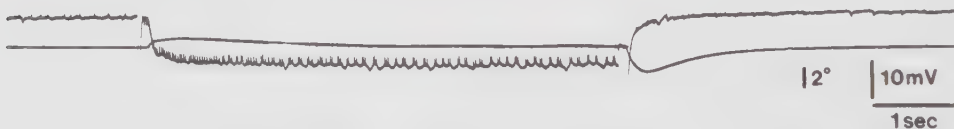


Fig.7 - Cet enregistrement obtenu sur une sensille coeloconique, pour une stimulation par de l'air saturé d'humidité, est un exemple type de rythme en "doublets" et en "triplets" pendant la phase d'adaptation.

Ce type de réponse était plus ou moins accusé, les préparations continuaient cependant à répondre dans ces conditions pendant plusieurs heures.

Afin de "stabiliser" la membrane, nous avons, ainsi que l'indique CALLEC (1972), augmenté la quantité de calcium dans le liquide physiologique.

Pour éviter des précipitations lors de l'ébullition, nous avons utilisé un liquide physiologique (1) tamponné avec du TRIS pour ramener le pH à 7. Nous n'avons plus obtenu ces "doublets". mais, comme ces réponses qualifiées d'anormales, n'apparaissaient pas à chaque fois et uniquement avec un type de sensille, il est difficile de conclure que le second liquide physiologique est préférable au premier. Pour pouvoir être dans des conditions optimales, il faudrait connaître la composition ionique du contenu vacuolaire de la cellule trichogène dans lequel baignent les dendrites.

Les microélectrodes métalliques, en tungstène, si elles n'ont pas l'inconvénient de risquer d'apporter des modifications du milieu ionique, présentent d'autres inconvénients, en particulier des potentiels de jonction, et permettent difficilement d'obtenir des enregistrements en courant continu.

2 - Enregistrements au niveau des sensilles antennaires.

L'Insecte est maintenu en contention au moyen d'une pâte plastique et son antenne est fixée horizontalement avec de petites gouttes de cire d'Abeille. Ces gouttelettes sont amenées juste à leur point de fusion en utilisant une anse métallique en fil de tungstène, alimentée par du courant réglable en provenance d'un transformateur basse tension. Il est important que l'antenne soit solidement fixée au support, mais de telle sorte qu'elle continue à être irriguée par l'hémolymph.

Comme électrodes, nous utilisons des micropipettes de verre remplies de liquide physiologique. Un fil d'argent fraîchement chloruré plonge dans ce liquide, il est relié à l'entrée d'un adaptateur d'impédance (Medistor). L'électrode de référence en argent chloruré, est introduite dans la cavité générale de l'Insecte. Sous contrôle optique (stéréomicroscope Leitz), et en utilisant un micromanipulateur (Leitz), la pointe de la microélectrode est insérée à la base d'une sensille, elle est enfoncée juste suffisamment pour avoir le contact électrique.

(1) Composition du liquide physiologique : NaCl:161mM ; KCl:2,6mM ; CaCl₂:5mM ; tampon Tris:2mM ; glucose:4g.

Le potentiel continu et les influx sont visualisés sur l'écran d'un oscillographe cathodique (Tektronix 565 équipé de tiroirs 3A3 et 2A61); un amplificateur et un haut-parleur permettent aussi un contrôle acoustique pendant l'expérience. En parallèle, à la sortie de l'adaptateur d'impédance, nous avons la possibilité de dériver les phénomènes électriques sur l'une des voies d'un enregistreur analogique (Analog 7 Philips); les enregistrements ainsi stockés peuvent être réexaminés et filmés (caméra Grass) après l'expérience.

3 - Enregistrements au niveau des nerfs.

L'Insecte est maintenu immobile dans une pâte plastique, la cuticule est sectionnée tangentiellement avec un fragment de lame de rasoir; ces opérations sont suffisantes pour accéder aux nerfs labiaux.

Avant d'enregistrer sur les nerfs sensoriels des stylets, il est nécessaire, pour exclure tout mouvement, de sectionner les muscles protracteurs et rétracteurs attachés à l'organe styligène, et il est préférable d'éliminer les trois autres stylets. Le nerf est monté sur deux électrodes en crochet, constituées de fil d'argent préalablement chloruré, de 100 μ de diamètre. Le nerf est soulevé et le liquide physiologique entre les deux électrodes, est rapidement absorbé à l'aide de petits morceaux de papier filtre. L'ensemble nerf-électrode est recouvert d'une goutte d'un mélange tiédi d'huile de paraffine et de vaseline.

Pour ces enregistrements par électrodes d'argent, un adaptateur d'impédance n'est pas nécessaire. Les influx sont enregistrés sur une des pistes de l'enregistreur analogique; sur les autres pistes, nous enregistrons les paramètres de stimulation, un signal de synchronisation, et un commentaire de l'expérience.

Le comptage du nombre des influx enregistrés sur la bande magnétique est réalisé dans certains cas avec l'ensemble de traitement statistique de mesures, fabriqué par la Société Intertechnique; cet ensemble comprend deux éléments: une unité d'échantillonnage type HC 26,4 associée au bloc mémoire BM.25.B. Nous effectuons une analyse séquentielle des taux de comptage, c'est-à-dire du nombre d'évènements qui surviennent pendant des périodes de temps égales.

L'intervalle de temps choisi dans cette méthode est de 100 msec; le début du comptage est déclenché par un signal de synchronisation enregistré sur la voie 3 du magnétophone, signal qui a été fourni au début de l'expérience par un stimulateur électronique, 4 secondes en général avant la stimulation par de l'air humide.

Chaque expérience est répétée trois fois et, grâce au signal de synchronisation, nous avons la possibilité d'effectuer la somme du nombre des influx par tranche de 100 msec pour trois expériences effectuées dans des conditions identiques, sur le même animal. Cette méthode permet d'obtenir des tracés plus réguliers; c'est pour cette raison que l'ordonnée de nombreuses courbes, est graduée en nombre d'influx pour trois fois 100 msec (fig.8)

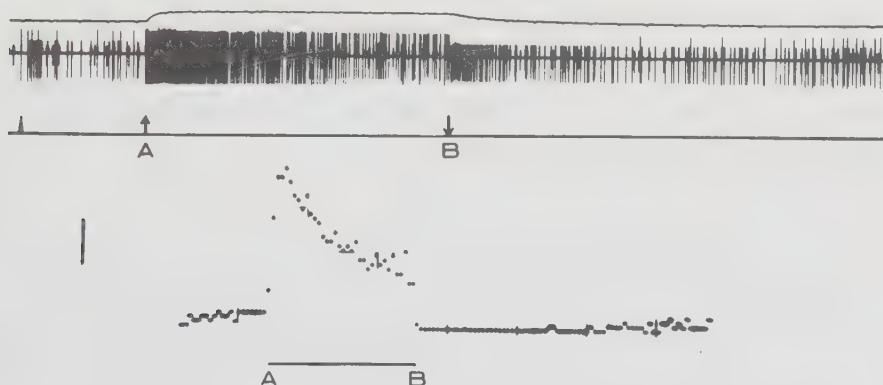


Fig.8 - Ce montage est destiné à illustrer la technique de comptage. Le cliché inférieur nous montre une analyse séquentielle. Le seuil de l'appareil de comptage est réglé pour ne compter que l'unité G (la plus grande). L'ordonnée de chaque point représente le nombre d'influx par canal, pour des périodes de temps de 100 msec. L'analyse étant effectuée à chaque fois pour trois expériences identiques sur la même préparation, l'échelle des ordonnées représente 5 influx pour 3 fois 100 msec. Un des trois enregistrements électrophysiologiques est figuré au-dessus à une échelle de temps double; le tracé au-dessus de l'enregistrement des influx représente la courbe de température obtenue à l'aide d'une thermistance, celui en - dessous figure le signal de synchronisation servant à déclencher le début du comptage. Les flèches A et B indiquent le début et la fin de la stimulation.

Lorsque l'une des unités enregistrées a une amplitude nettement supérieure à celle des deux autres unités, il suffit de régler le seuil de comptage à une valeur assez élevée pour que, seule, cette unité soit analysée. Pour le comptage d'une unité de taille moyenne, il faut effectuer deux opérations: un comptage global des deux unités, puis un nouveau réglage des seuils et un deuxième passage pour soustraire les influx de grande amplitude.

D - TECHNIQUES DE STIMULATION.

1 - Stimulations électriques.

Ce sont les plus faciles à utiliser, les divers stimulateurs disponibles actuellement permettent des réglages précis du temps, du voltage et des fréquences; de plus, un contrôle du stimulus peut être obtenu directement sur une des voies de l'oscillographe.

Nous avons effectué des stimulations antidromiques sur les nerfs des stylets et utilisé des ondes de formes diverses pour mettre en évidence des variations de résistance et pour polariser des récepteurs, donc pour deux problèmes de physiologie générale.

La polarisation et l'enregistrement simultanés d'un récepteur par la même microélectrode, nécessite un montage en pont de Wheatstone voisin de ceux utilisés pour la stimulation de motoneurones ou de fibres (FRANK & FUORTES, 1956; YAMASAKI & NARAHASHI, 1959). Les valeurs des résistances sont adaptées à celle de la préparation qui est ici de l'ordre de 200 MΩ (fig.9). Il est possible d'ajouter ou de retrancher une petite résistance-test connue, mise en série avec la préparation dans la branche active du pont. Les stimulateurs utilisés pour l'alimentation du pont, sont isolés de la terre, le courant fourni peut être soit continu, soit de fréquence réglable sous forme d'ondes rectangulaires ou sinusoïdales. La branche R_4 du pont peut être remplacée par une résistance fixe choisie de telle sorte que le rapport $\frac{R_4}{R_2}$ soit un multiple de 10. Dans ce cas, un potentiomètre hélicoïdal gradué monté en résistance variable dans la branche R_3 , permet de réaliser l'équilibrage du pont et d'obtenir pratiquement en lecture directe, la valeur de la résistance de la préparation.

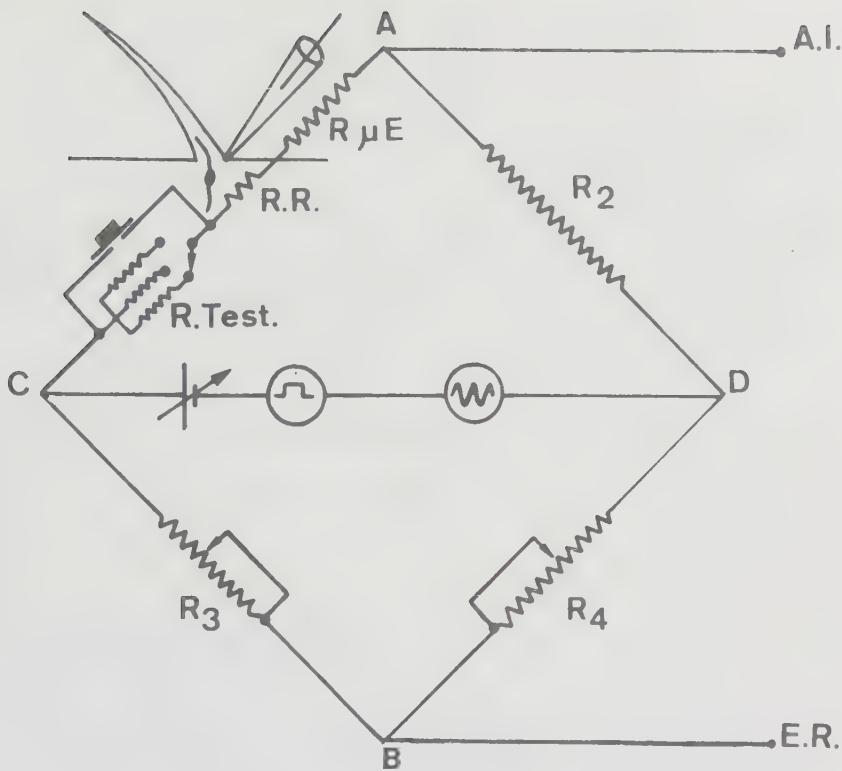


Fig. 9 - Pont de Wheatstone . Montage utilisé pour polariser et enregistrer avec la même microélectrode. Les enregistrements sont effectués entre A et B par l'intermédiaire d'un adaptateur d'impédance (A.I.) Le courant stimulant est appliqué entre C et D sous une forme continue, pulsée ou sinusoïdale. Une résistance connue (R. test) peut être court-circuitée de courts instants avant ou pendant la stimulation naturelle. R_2 , R_3 et R_4 sont des résistances permettant l'équilibrage du pont.

A.I. : Adaptateur d'impédance (Médistor); E.R. : vers l'électrode de référence de l'adaptateur d'impédance; $R_{\mu E}$: Résistance de la microélectrode; R.R. :résistance du récepteur; R.Test.: résistance test.

2 - Stimulations mécaniques.

Le mode de stimulation le plus simple consiste à agir directement sur le récepteur par l'intermédiaire d'un petit crochet déplacé avec un micro-manipulateur de Fontbrune. Pour obtenir des stimuli rectangulaires plus facilement reproductibles et avec un signal de synchronisation, nous utilisons un crochet métallique solidaire de la membrane d'un petit haut parleur. Ce dernier est alimenté par un générateur d'ondes rectangulaires. (1)

(1) Des dispositifs de stimulation mécanique, plus élaborés, avec des paramètres réglables et contrôlés par capteurs, ont été réalisés au laboratoire par COILLOT (1974) et GUILLET (1974). Ils permettent des études précises de relations entre la fréquence des influx ou le potentiel générateur, et l'amplitude et la vitesse d'application des mouvements.

3 - Stimulations chimiques.

a) Choix des produits.

Nous avons testé des odeurs composites en provenance de petits Mammifères, ou plus simplement en approchant le doigt de la préparation, ou des objets fréquemment manipulés (clef, canif, stylo ...).

La sueur étant un stimulus efficace, examinons quels sont les éléments qui entrent dans sa composition.

D'après ALTMAN (1961), la sueur chez l'Homme se compose de 99 à 99,5% d'eau, elle a un pH de 3,8 à 6,5, sa production est de 17,7 à 38,2 ml/minute. Elle contient des sels, surtout du chlorure de sodium, d'autres chlorures et des traces de phosphates, de nombreux acides aminés (valeurs données en milligrammes pour 100 millilitres de sueur: arginine: 13,6; histidine:8; isoleucine: 2,27; leucine: 2,69; lysine:2,26; phénylalanine 2,19; thréonine: 5,38; tryptophane: 1,22; tyrosine: 3,15; valine:2,96). On y trouve aussi de l'urée : 12 à 57 mg, de l'acide urique: 0,16 mg, de la créatinine : 0,1 à 1,3 mg, de l'acide lactique: 285 à 336 mg pour 100 ml. La quantité d'ammoniac contenu dans la sueur est de 6,5 millimoles par litre, elle s'élève à 29 millimoles par litre pour la sueur des régions axillaires et pubiennes. Les quantités de vitamines diverses contenues dans la sueur s'évaluent en microgrammes. La peau secrète aussi du sébum (composé de graisses et de débris de cellules épithéliales); suivant les régions de la peau ce sébum renferme plus ou moins de glycérides (cires et autre esters), ainsi que du cholestérol. Sous l'influence d'enzymes bactériens, la sueur fermente et sa composition change, elle contient alors des acides gras libres tels que l'acide butyrique. Ce sont ces dernières substances qui sont surtout perçues par les organes olfactifs de l'Homme, elles donnent à la sueur une odeur caractéristique variable selon les espèces animales, les races humaines et même les individus.

Parmi les produits d'origines diverses, existant au laboratoire, l'ammoniaque, l'acide lactique et l'acide n butyrique, se sont avérés efficaces sur au moins un des récepteurs antennaires.

Les acides aminés fournis en boîtes assorties (Reagent kits), présentés sous forme de poudre, n'ont donné aucun résultat.

Pour faire des essais plus précis, il nous fallait élargir la liste des produits testés et faire des essais avec des produits purs.

Etant donné le nombre de produits susceptibles d'être essayés et les différentes qualités proposées par les divers fournisseurs, nous avons dû faire un choix très arbitraire.

Les produits retenus, en provenance des laboratoires Sigma, sont les suivants: acide lactique racémique, acide lactique L (+) et D (-), acide urique, acide n caproïque, acide DL cystéique, acide sébacique, cholestérol, cholestérol n butyrate, acide n butyrique, acide pyruvique, adénosine 5 triphosphate (A.T.P.).

Les solutions d'ammoniaque sont réalisées en diluant avec de l'eau distillée de l'ammoniaque à 25% des laboratoires Merck.

b) Technique de dilution.

Le passage du qualitatif au quantitatif dans le domaine de l'olfaction, nécessite de faire appel aux méthodes des laboratoires de chimie, donc de disposer des techniques et du matériel permettant de contrôler la pureté des substances testées, et de mesurer au moyen de chromatographie en phase gazeuse ou d'éléments marqués, le nombre de molécules du composé à tester, présent dans l'unité de volume de l'air ou du mélange gazeux utilisé .

En l'absence de contrôle effectif, nous avons dû calculer quelques valeurs à partir de constantes. Il s'agit évidemment d'estimations qui donnent seulement un ordre de grandeur.

Les divers produits que nous avons retenus sont dilués dans de l'eau distillée à des concentrations de 1/100, 1/1000, 1/10 000 . Comme récipients, nous utilisons des bouteilles de plastique d'une contenance de 1,5 litre (bouteille d'eau de table). Chaque bouteille est percée de deux trous, un à chaque extrémité. Deux petites baguettes de plexiglass ferment ces orifices, nous les remplaçons par deux tubes juste avant chaque test. L'ouverture d'un des tubes est disposée à 2cm de la préparation, l'autre tube est relié à une canalisation d'air humide, et au moyen d'une électrovanne, nous avons la possibilité d'admettre de l'air à un débit de 2 litres par minute pendant 3 secondes par exemple.

c) Estimation du nombre des molécules odorantes:

Connaissant la dilution du produit dans l'eau et sa tension de vapeur (1) à la température considérée, il est possible de calculer le nombre des molécules présentes dans l'air en équilibre avec la solution. Nous allons indiquer sur un exemple, l'acide pyruvique, la procédure utilisée pour la détermination des valeurs données sur quelques figures (fig. 23 et 27).

A 21°C pour l'acide pyruvique ($\text{CH}_3\text{CO COOH}$), masse moléculaire 88g, la tension de vapeur est de 1 mm de mercure. Celle de l'eau à la même température est de 18,65 mm de mercure.

Qu'elle est la pression partielle au-dessus d'une solution diluée contenant 1 cm³ d'acide pyruvique (solution 1), dans 99 cm³ d'eau (solution 2)?

Nous avons : $P_{\text{pression partielle}} = P_o N$

P_o = tension de vapeur saturante.

$$N = \frac{\frac{\text{Masse de la solution 1}}{\text{Masse moléculaire de la solution 1}}}{\frac{\text{Masse sol. 1}}{\text{Masse mol.sol.1}} + \frac{\text{Masse sol. 2}}{\text{Masse mol.sol.2}}} \quad \text{d'où } N = \frac{\frac{1}{88}}{\frac{1}{88} + \frac{99}{18}} = 0,002$$

$$P = 1 \times 0,002$$

La pression partielle de l'acide pyruvique est donc de $\frac{2}{1000}$ de mm de mercure.

22400 cm³ du mélange gazeux contiennent 1 mole à 760 mm de mercure et à 0°C

24115 cm³ du mélange gazeux contiennent 1 mole à 760 mm de mercure et à 21°C

$6,02 \cdot 10^{23}$ molécules sont contenues dans 24115 cm³ à 21°C et 760 mm de mercure.

A la pression de $\frac{2}{1000}$ de mm de mercure nous avons :

$$\frac{6,02 \cdot 10^{23} \times 0,002}{760 \times 24115} = 6,5 \cdot 10^{13} \text{ molécules par cm}^3$$

Chaque cm³ du mélange gazeux en équilibre au dessus d'une solution contenant 1cm³ d'acide pyruvique dans 99 cm³ d'eau, contient donc $6,5 \cdot 10^{13}$ molécules d'acide pyruvique.

(1) Pour certains produits (acide lactique par exemple), nous n'avons pas réussi à trouver les tensions de vapeur dans les tables de constantes.

Dans cette thèse où nous passons en revue les possibilités de nombreux récepteurs, nous n'abordons pas les problèmes de la détermination du "seuil relatif" et nous ne tentons pas les calculs de "seuil absolu" comme l'ont fait BOECKH (1967), SCHNEIDER et coll. (1968), KAFKA (1970), KAISSLING & PRIESNER (1970).

La mesure de nos stimuli nous a semblé trop imprécise et de plus, la quantification des résultats est difficile sur des sensilles où plusieurs récepteurs s'activent en même temps.

4 - Stimulations hygrométriques et thermiques.

a) définitions.

Avant de décrire les dispositifs qui nous permettront d'obtenir de l'air à différentes températures et à divers degrés hygrométriques, il est nécessaire de définir les termes utilisés et de préciser les relations entre température et humidité, ces deux facteurs étant liés.

L'humidité relative de l'air dépend aussi de la pression mais nous négligeons ce dernier facteur, nous travaillons à la pression atmosphérique que nous considérons comme constante et égale à 760 mm de mercure. L'air atmosphérique est un mélange de gaz, il se compose d'environ 79% d'azote, 21% d'oxygène, et de petites quantités de gaz carbonique, vapeur d'eau et autres gaz.

- *L'humidité absolue* : C'est la masse de vapeur d'eau par unité de volume ; nous l'exprimerons en grammes par mètre cube (g/m^3).

- *La pression partielle* : pour chacun des gaz d'un mélange, elle a une valeur très proche de la pression de ce gaz considéré comme s'il occupait seul, le même volume que le mélange. L'unité couramment utilisée est le millimètre de mercure.

- *La pression totale* : exercée par un mélange de gaz, est la somme des pressions partielles de chacun des composants gazeux.

- *Air saturé de vapeur d'eau* : Si la concentration en vapeur d'eau dans l'air, est telle que la pression partielle égale la tension de vapeur saturante de l'eau à la température considérée, l'air est dit saturé en vapeur d'eau.

- *Air non saturé de vapeur d'eau* : la pression partielle de la vapeur d'eau est inférieure à la tension de vapeur d'eau saturante.

- *Humidité relative* : c'est le rapport entre la pression partielle de la vapeur d'eau et la tension de vapeur saturante à la même température. Ce rapport est employé de façon usuelle comme un pourcentage :

$$\text{Humidité relative en \% (H.R.)} = \frac{\text{Pression partielle de la vapeur d'eau} \times 100}{\text{Tension saturante à la même température}}$$

L'humidité relative est de 100% si l'air est saturé de vapeur d'eau, et de 0% si l'air est parfaitement sec.

Les courbes de la figure 10 montrent les rapports entre l'humidité absolue et l'humidité relative à diverses températures.

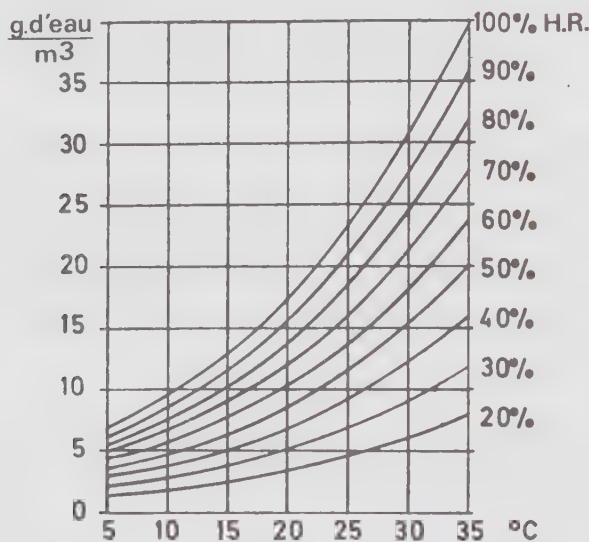


Fig. 10 - Courbes indiquant les relations entre les divers pourcentages d'humidité relative de l'air et l'humidité absolue (exprimée en grammes par m³ d'air), en fonction de la température.

Nous constatons ainsi que l'air contenant 10 g d'eau par m³ est saturé (H.R. = 100%) à 11°C. Il a une H.R. de 50% à 22°C, et une H.R. de 25% à 35°C.

Si nous élevons la température d'un air à humidité donnée, la valeur de l'humidité absolue, exprimée en grammes d'eau par m^3 d'air, diminue légèrement du fait de la dilatation de l'air. L'humidité relative diminue aussi car plus l'air est chaud, plus la tension de vapeur saturante est élevée.

Si nous abaissons la température, l'H.R. augmente et si l'air est saturé ou au voisinage de la saturation, il se produit une condensation. Les gouttelettes d'eau liquide qui se forment, restent en suspension (brouillard), ou se déposent sur les parois (rosée).

b) Obtention d'air humide à différentes températures.

Il n'existe pas d'hygromètre, à temps de réponse faible, permettant un contrôle satisfaisant des variations d'humidité de l'air pendant des temps de l'ordre de la seconde.

Nous sommes donc obligés de préparer notre air humide, en mélangeant de l'air sec à 0%, et de l'air humide à 100%, et cela à la température voulue.

Le dispositif que nous avons réalisé, est inspiré d'un montage décrit par LACHER (1964) et de l'appareillage de WALDOW que nous avons vu lors d'une visite du laboratoire du Professeur SCHNEIDER à Seewiesen. Cet appareillage a été décrit depuis, (WALDOW, 1970).

Le premier dispositif utilisé pour les stylets en 1969, (BERNARD & coll., 1970) a subi quelques modifications, en particulier une amélioration de la qualité des robinets et des dispositifs électromagnétiques servant aux réglages des temps de passage de l'air. Les valeurs de l'H.R. déterminées d'après les tables de constantes de HAENNI (1948), et en considérant le stylet comme un thermomètre humide, présentaient quelques inexactitudes; elles ont été corrigées dans ce mémoire.

Pour les récepteurs coeloconiques des antennes nous avons légèrement modifié notre dispositif en introduisant dans le tuyau de sortie de l'air, une petite résistance. Celle-ci permet d'élever la température de l'air de valeurs voisines de un degré et cela, pour de l'air dont l'humidité de départ est préalablement établie.

Notre montage est schématisé figure 11. L'air saturé d'humidité à 70°C dépasse son point de rosée en passant dans le compartiment A, ainsi, nous sommes certains qu'il est saturé à la température du dispositif.

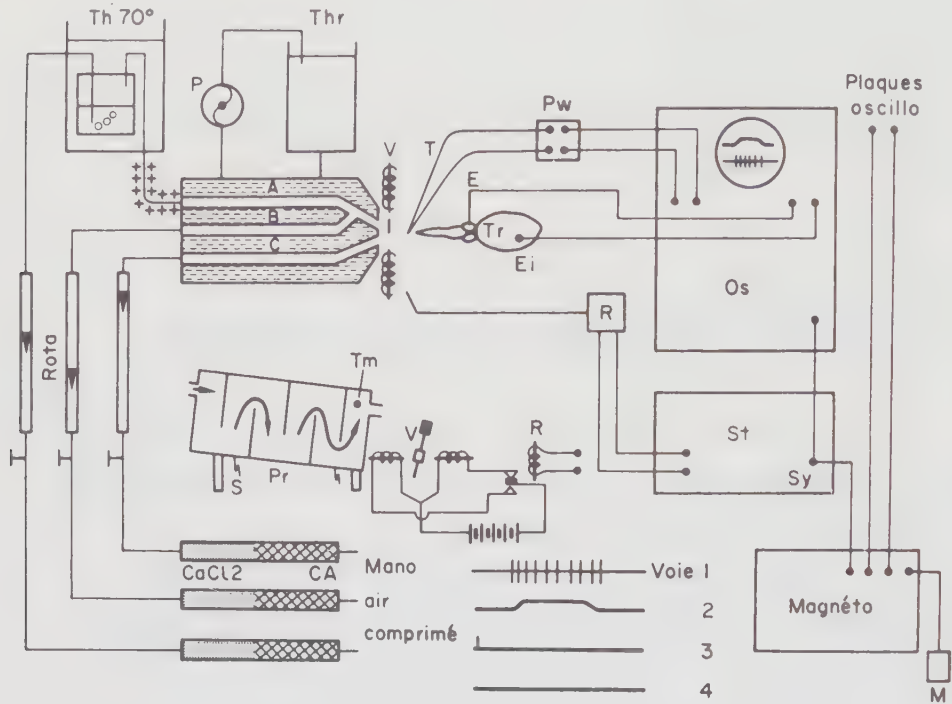


Fig. 11 - Schéma du montage réalisé pour étudier l'action de l'air humide à différentes températures. L'air provient d'une bouteille d'air comprimé, non représentée sur le schéma; il est purifié puis asséché par passage sur du charbon végétal activé et du chlorure de calcium anhydre. Le dispositif réalisé pour obtenir de l'air à différentes humidités et à différentes températures est maintenu à la température choisie par une circulation forcée d'eau provenant d'un bain thermostaté (Thr). La mesure du débit est effectuée avec des rotamètres (Rota). L'air arrivant dans le compartiment A est préalablement saturé de vapeur d'eau par passage dans de l'eau maintenue à 70°C. Cet air se refroidit jusqu'à la température du dispositif (qui peut être réglée entre 14 et 30°C). Il perd alors une partie de son eau, mais il reste saturé à la température choisie. L'air des compartiments B et C est à 0% d'H.H. et à la même température que l'air humide du compartiment A. Un volet V relié à un stimulateur permet de démasquer pendant un temps déterminé l'orifice en relation avec les compartiments A et B, d'une part, et C, d'autre part. Entre les expériences, la préparation peut être soumise à un jet d'air sec, mais dans les expériences rapportées dans ce travail, le plus souvent, le rotamètre en relation avec le compartiment C est maintenu à 0 et la préparation est soumise, entre les stimulations, aux conditions de l'air ambiant.

A,B,C,: dispositif permettant d'obtenir de l'air à différentes H.R. et à différentes températures; C.A. : charbon végétal activé; CaCl₂ : chlorure de calcium pour dessiccation; E. : électrode en crochet sous le nerf maxillaire; Ei : électrode indifférente; M : micro du magnétophone; Os : Oscilloscope cathodique; P : pompe à eau; PW : pont de Wheatstone pour le montage de la thermistance; Pr : vue de profil d'un des compartiments du dispositif permettant d'obtenir de l'air à différentes températures et à différentes humidités; R : relais électromagnétique; Rota : rotamètre; S : petit siphon évacuant le trop plein d'eau; St : stimulateur; Sy : sortie synchronisation; T : thermistance; tm : thermomètre; th 70° : bain thermostaté réglé à 70°C; Tr : triatome; V : volet commandé par électroaimant; Voie 1 : enregistrement des influx; Voie 2 : enregistrement des variations de température (thermistance); Voie 3 : signal de synchronisation; Voie 4 : protocole expérimental et commentaires. Ce schéma indique la façon dont est enregistrée une expérience sur le magnétophone continu Philips Analog 7.

En le mélangeant avec de l'air sec à 0% à la même température, nous obtenons un air dont le nombre de grammes d'eau au m^3 (humidité absolue) est connu. Il est alors possible d'obtenir par le calcul, la valeur de l'humidité relative. Dans la pratique, nous utilisons un graphique établi d'après les données des courbes de la figure 10.

c) Mesure de la température.

Les variations de température sont contrôlées à l'aide de thermostats. La circulation de l'eau dans les doubles parois du dispositif, est accélérée par des pompes. Des thermomètres logés dans les différents compartiments, permettent de s'assurer que le dispositif a atteint un état d'équilibre thermique.

Enfin, les variations du niveau même de la préparation, sont déterminées à l'aide d'une thermistance de très petite taille (FENWAL ELECTRONIC BC 3221). Cette dernière constitue l'une des branches d'un montage en pont de Wheatstone.

d) Critiques.

Des améliorations de notre dispositif sont techniquement réalisables par l'utilisation de bains thermostatés avec des systèmes chauffants ou réfrigérants plus puissants et plus précis. Il serait aussi souhaitable de travailler dans une salle thermostatée à humidité réglable.

Mais il existe des problèmes beaucoup plus difficiles à résoudre. Nous ne connaissons ni la température exacte, ni la vitesse des changements de température au niveau même de la cellule sensorielle. En particulier, nous ignorons les modifications de la conductibilité thermique créées par l'électrode. La thermistance ne nous renseigne pas sur les baisses de température qui se produisent sans doute au niveau des pores ou au niveau du contact électrode-cuticule lors d'une stimulation par un courant d'air sec.

Les récepteurs coeloconiques des antennes sont logés dans des cryptes de la cuticule dont l'ouverture ne se trouve en général pas dans l'axe du

courant d'air expérimental, l'écoulement de l'air n'est certainement plus laminaire au niveau même de la structure réceptrice.

Les divers stimuli physiques que nous utilisons sont souvent reliés entre eux soit directement, soit indirectement, et il est souvent difficile d'être certain de les isoler.

Nos instruments, même les plus miniaturisés, sont encore très grossiers vis-à-vis des structures réceptrices. Si nous arrivons à définir assez bien les conditions environnant l'antenne, nos connaissances sont plus réduites en ce qui concerne le "microclimat" de chaque sensille et encore plus de chaque pore.

e) Calculs.

- Détermination de l'humidité de l'air.

Lorsque l'air à différents degrés d'humidité, est préparé en mélangeant des débits contrôlés d'air sec et d'air saturé, à la température où il va être utilisé, pour connaître l'humidité relative (H.R.) nous avons:

$$\text{H.R.}\% = \frac{\text{Pression partielle de l'eau (en mm Hg)} \times 100}{\text{Tension de vapeur saturante de l'eau (en mm Hg)}}$$

Pour calculer le poids d'eau en moles par litre, nous avons:

$$\frac{n}{V} = \frac{p}{RT} \quad \text{ou} \quad \begin{array}{l} n = \text{nombre de moles} \\ V = \text{volume en litres} \\ p = \text{pression partielle en atmosphères} \\ R = \text{constante} = 0,082 \\ T = \text{Température absolue.} \end{array}$$

A partir de cette valeur en moles par litre, nous obtenons l'humidité absolue en grammes par mètre cube.

- Faibles changements de température, variations concomitantes de l'H.R.

En utilisant cette même formule, les calculs permettent de déterminer la variation d'humidité relative qui se produit lorsque nous chauffons à pression constante de l'air humide.

Par exemple, pour de l'air saturé à 24°C, la tension de vapeur, lue dans les tables de constantes, est de 22,377 mm de Hg; l'humidité absolue est de 21,76 g/m³.

Si ce même air est chauffé à 24,4°C, la pression partielle calculée à partir de l'humidité absolue, est de 22,404 mm de Hg. La tension saturante à cette température étant de 22,922 mm de Hg l'humidité relative est de :

$$H.R. = \frac{22,404 \times 100}{22,922} = 97,7 \% \text{ soit une baisse de } 2,3 \%$$

- Nombre des molécules d'eau dans l'air humide.

Les chercheurs travaillant sur les récepteurs olfactifs, utilisent pour caractériser la concentration des substances odorantes, dans l'air, le nombre de molécules par cm³.

Il y a 6,02.10²³ molécules dans 22,4 litres de gaz à 760 mm de mercure à 0°C soit 10¹⁹ molécules par cm³ dans les conditions normales.

Les seuils olfactifs pour les substances odorantes, sont fréquemment obtenus pour des concentrations inférieures à 10¹⁰ molécules.

Les chiffres qui expriment le nombre de molécules d'eau dans de l'air humide montrent que les ordres de grandeur, sont très différents; ainsi, l'air sec à 24°C contient 0 molécule d'eau, et l'air saturé d'humidité à la même température en contient 7.10¹⁷ molécules par cm³.

Il ne s'agit donc pas de la détection d'un très petit pourcentage de molécules, mais de l'appréciation de petites différences à partir d'un niveau d'adaptation dont les limites inférieures et supérieures, sont très éloignées et très variables (conditions atmosphériques).

Nous verrons que des réponses électrophysiologiques très nettes sont obtenues en élevant de 0,4°C la température d'un air saturé.

Le calcul montre que dans ces conditions, le nombre de molécules d'eau par cm³ d'air, diminue de 10¹⁵.

Pour le moment, nous ne connaissons rien des dispositifs de "transduction" existant au niveau des récepteurs à l'humidité, nous ne savons donc pas quelle est la meilleure façon de chiffrer le stimulus. Mais, de toute manière, en connaissant l'humidité relative et la température, il est toujours possible de retrouver les autres paramètres par le calcul.

DEUXIÈME PARTIE

STRUCTURE DES ORGANES SENSORIELS

CHAPITRE I.

LES SENSILLES DE L' ANTENNE.

A - DENOMINATION DES SENSILLES

Les Insectes sont pourvus d'une grande quantité et d'une grande variété de soies, celles qui sont innervées sont dénommées sensilles. SNODGRASS (1935), à partir d'observations au microscope optique, a effectué une classification basée sur des critères morphologiques. Pour certaines catégories de sensilles, le classement se fait sans grandes difficultés (*Sensilla coeloconica*, *S. campaniformia*). Pour les autres catégories comme l'indique SNODGRASS lui-même, les limites ne sont pas tranchées entre les différents types. Aussi, pour classer les sensilles des Insectes qu'ils décrivent, la plupart des auteurs éprouvent le besoin d'effectuer des sous-divisions, en se basant sur des critères de longueur du processus externe ou sur l'épaisseur de la paroi. Souvent, des termes nouveaux sont créés pour désigner des sensilles qui ont une forme bien particulière et ne rentrent dans aucune catégorie, par exemple : "*S. trichoïdea obtectica*" (LEFEUVRE, 1961), "clavate sensilla" (LEWIS, 1971), "*S. coelosphaerica*" (ERNST, 1972).

Nous essayerons de classer les sensilles de l'antenne du Triatome au mieux dans l'un des grands groupes de SNODGRASS, en précisant par quelques mots les caractères marquants : articulation à la base, paroi mince avec pores, doubles parois réunies par des ponts de chitine. En outre, afin de pouvoir dénommer rapidement une sensille et pour la situer sur les illustrations des différentes planches, nous la désignerons par une lettre. Comme dans une même catégorie, la forme et l'implantation de la sensille varient d'une façon importante suivant sa localisation sur l'antenne, nous indiquerons par un exposant, sa situation : (s) sur le scape, (p) sur le pédicelle et (f) sur l'un des articles du fouet.

Dans ce chapitre de morphologie, nous n'avons pas utilisé de dénominations qui pourraient faire préjuger de la fonction des récepteurs, car, seules les techniques électrophysiologiques permettent de déterminer dans les cas favorables, la fonction d'une ou de plusieurs cellules réceptrices situées à la base de la soie sensorielle.

Seules les sensilles de quelques espèces d'Insectes, ont fait l'objet à la fois d'études morphologiques et électrophysiologiques. Un pointage des sensilles olfactives d'Insectes, étudiées par ces deux techniques, a été effectué par SCHNEIDER & STEINBRECHT (1968). Nous constatons que les Hémiptères ne sont pas représentés dans cette "checklist".

B - LES DIFFERENTS ARTICLES ANTENNAIRES

Les antennes s'insèrent latéralement en avant des yeux composés et au niveau d'un tubercule. Elles sont constituées de quatre segments (pl.V) : un scape court (1,2mm), un pédicelle long (3,6mm), un fouet composé de deux segments, le premier article mesure 3,3mm et le second distal mesure 2,2mm. A la base de ces articles, une constriction délimite une petite pièce non articulée.

La taille des Triatomes dans un élevage, varie un peu d'un Insecte à l'autre ; les femelles sont de plus grande taille que les mâles, et se distinguent par des indentations de leur dernier segment abdominal (fig. 6). Mais, à part une légère différence de taille, nous n'avons pas observé de dimorphisme sexuel des antennes, ni des sensilles antennaires.

Nous ne nous sommes pas intéressé aux récepteurs internes que les Réduvidés, comme la plupart des Insectes, possèdent au niveau de leurs antennes. WIGGLESWORTH & GILLET (1934) en ont décrit au niveau de l'articulation du pédicelle et des articles du fouet : il s'agit des récepteurs de Johnston.

C - REPARTITION EN CATEGORIES, ETUDE DESCRIPTIVE

1 - Sur le scape :

a) - Chez l'adulte

Type As : Sensilla chaetica, articulées et trapues (pl.I, photo 4).

Au nombre de 95 environ, elles mesurent 80μ de long pour 5μ de diamètre. Ces sensilles sont couchées sur la cuticule, dirigées vers l'avant et articulées à leur base. Elles présentent sur leur surface, une quinzaine de cannelures et le dernier tiers de leur longueur porte des barbelures.

Type Cs : Sensilla trichodea articulées, de petite taille (pl.I, photo 4 encart). Deux à trois de ces sensilles s'observent à la face externe du scape, elles mesurent 3μ de long et sont articulées sur une embase qui a 3μ de diamètre.

b) - Chez la larve

Nous retrouvons ces deux catégories que nous pouvons d'ailleurs observer pratiquement sur tout le corps de l'Insecte.

2 - Sur le pédicelle :

a) - Chez l'adulte

Six types de sensilles nettement différentes, sont observables chez l'imago.

Type Ap : Sensilla chaetica articulées, trapues (pl.I). Ce sont des sensilles identiques au type correspondant (As) que nous venons de décrire sur le scape, nous estimons leur nombre à 480.

Type Bp : Sensilla trichodea articulées, fines et très longues (pl.I). Ces soies au nombre de sept, sont implantées à intervalles réguliers sur la face supérieure du pédicelle (pl. V). Elles s'articulent au milieu d'une petite cuvette, celles de la base font avec la surface un angle de 45° vers l'avant et mesurent 200μ de long pour $0,8\mu$ de diamètre ; la dernière, qui se situe à 500μ environ de l'articulation pédicelle-fouet, est implantée pratiquement à 90° et mesure 230μ . Elles se situent dans des zones où manquent des sensilles de type Ap et où la cuticule est un peu plus claire. Ces soies présentent de fines cannelures longitudinales.

Type Cp : Sensilla trichodea articulées, de petite taille (pl.I). Ces sensilles peu pigmentées, se dressent au centre de petites cuvettes aux bords renforcés. Au nombre d'une vingtaine, elles sont représentées sur toutes les faces du pédicelle. Identiques au type Cs du scape, elles sont cependant plus longues : leur taille est assez variable, de 8 à 16μ de long.

Type Ep : Sensilla basiconica à parois minces, avec pores (pl.I, photos 2 & 3). Ces sensilles ne s'observent qu'à la face inférieure du pédicelle de l'adulte. Nous estimons leur nombre à 150, elles sont de couleur blanche et mesurent de 18 à 20μ pour 2μ de diamètre, leur surface présente de nombreux pores (environ 13 au μ^2 de surface). Nous les avons rangé dans le type *basiconica* malgré leur longueur, à cause de la présence de pores bien distincts et de l'absence d'articulation à leur base.

Type Gp : Sensilla campaniformia (pl.I, photo 6). Cette catégorie de sensilles, ne possède pas de processus externe. Un bourrelet cuticulaire épais entoure une plaque circulaire ou ovale, laquelle présente en son centre une petite dépression. C'est un type de sensille que l'on trouve en général au voisinage des régions articulaires, dans les différentes parties du corps et chez la plupart des Insectes.

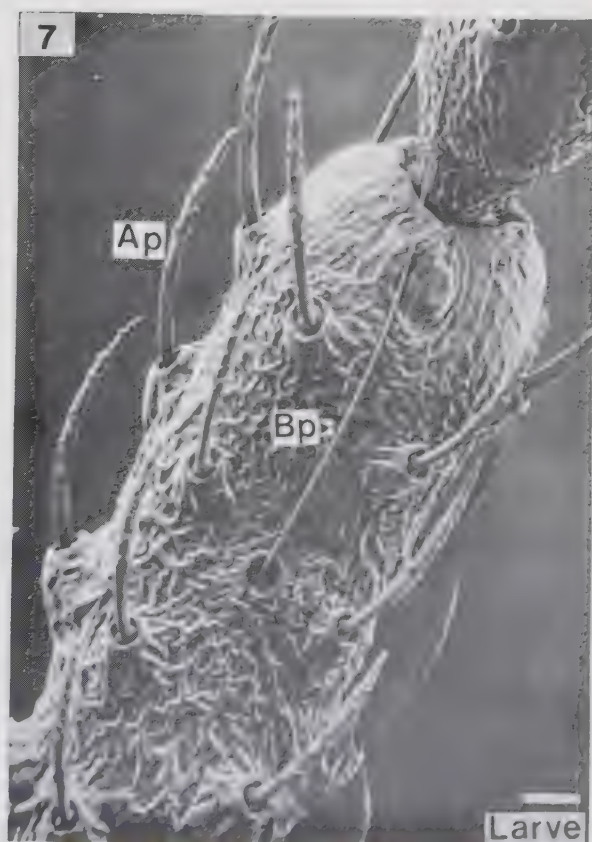
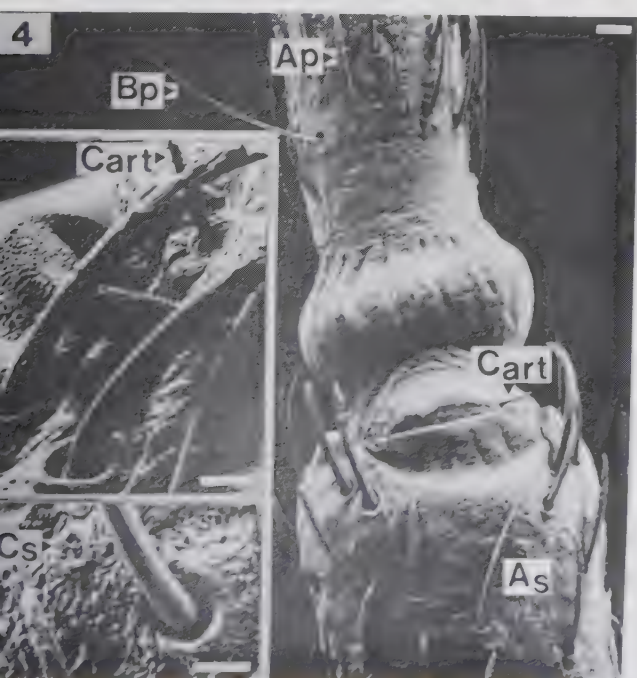
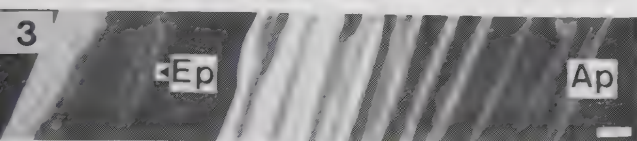
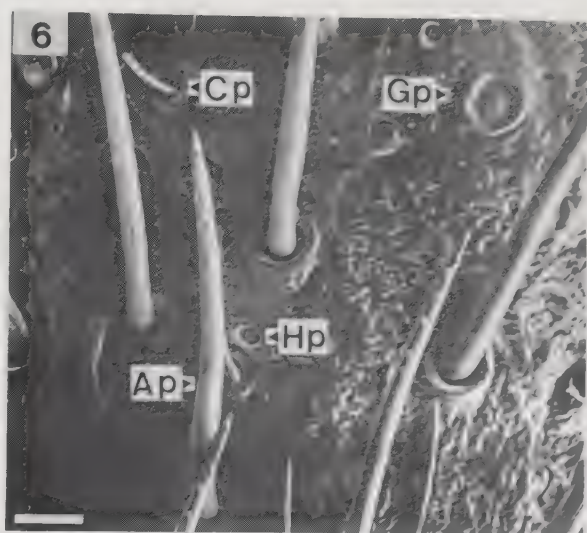
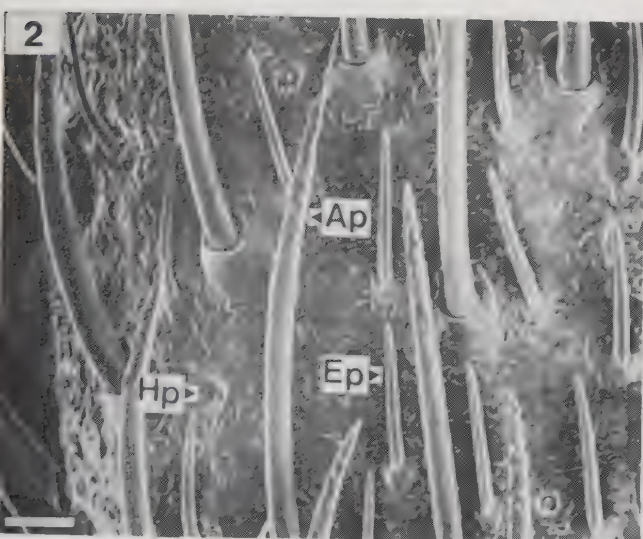
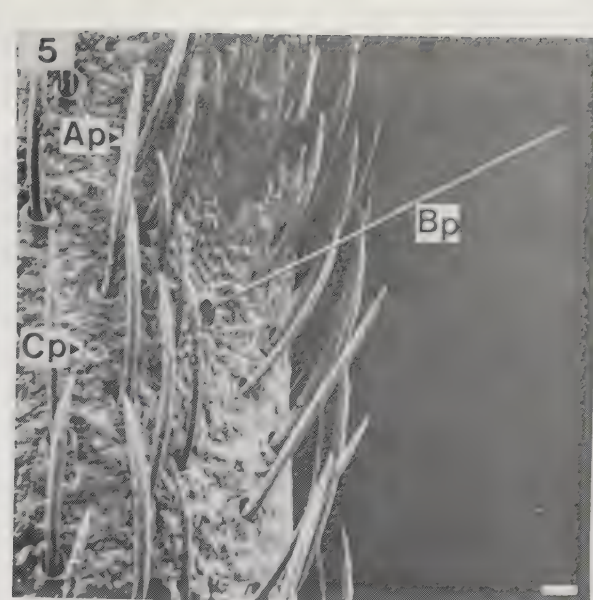
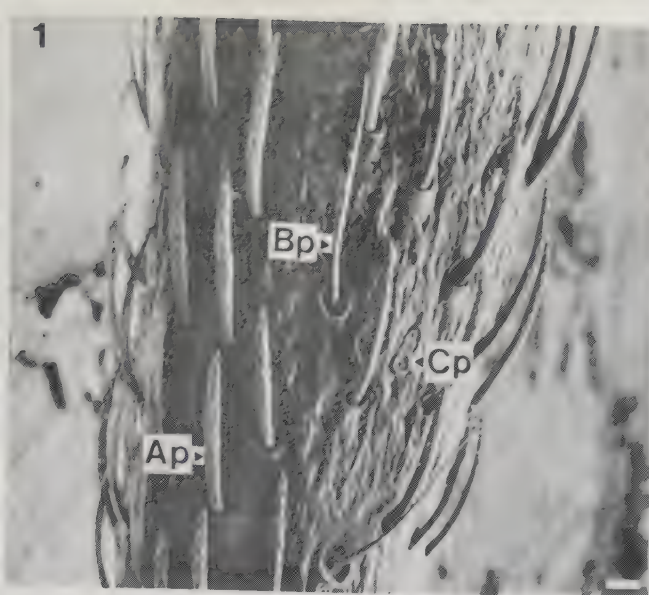
Type Hp : Sensilla coeloconica (pl.I, photos 2 & 6). Au centre d'une petite dépression plus ou moins évasée, d'un diamètre de 3 à 4 , affleure la pointe d'une sensille qui occupe presque toute l'ouverture d'une cavité

PLANCHE I

- Scape et pédicelle du Triatome.

- Photo 1 - Base du pédicelle : face supérieure. 3 types de sensilles articulées à leur base : *S. chaetica* (Ap), *S. trichodea* longue (Bp), *S. trichodea* courte (Cp).
 Photo 2 - Face inférieure du pédicelle : *S. chaetica* (Ap), *S. coeloconica* (Hp), *S. basiconica* (Ep), ces dernières sont présentes uniquement chez les adultes des deux sexes.
 Photo 3 - Détail de la surface des sensilles (Ap) avec les cannelures, et (Ep) avec pores.
 Photo 4 - Articulation scape-pédicelle avec les deux types de sensilles du scape (As) et (Cs) ; en encart en bas et au-dessus, une des sensilles de l'articulation (Cart).
 Photo 5 - Région distale du pédicelle. Face supérieure : sensilles Ap, Bp et Cp.
 Photo 6 - Détail de la région distale de la face inférieure du pédicelle : *S. campaniformia* (Gp).
 Photo 7 - Face supérieure de l'extrémité distale du pédicelle d'une larve du premier stade : *S. chaetica* (Ap) et l'unique *S. trichodea* longue (Bp).

La barre d'échelle indique 10μ , sauf pour l'encart (photo 4) où elle correspond à 5μ et (photo 3) à 1μ .



cuticulaire. Ce type de sensille se rencontre sur toutes les faces, mais surtout à la face inférieure ; nous estimons leur nombre à 20.

Type Cart : Sensilla trichofœdea situées aux articulations. Ces sensilles ne sont pas localisées sur les articles antennaires, mais au niveau des membranes intersegmentaires ; elles constituent donc une catégorie à part. Elles s'observent au niveau de l'articulation scape-pédicelle (pl.I, photo 4 encart) et en couronne au niveau de l'articulation des articles du fouet (pl.II, photos 2 & 6). Des sensilles de ce type, s'observent très souvent au niveau des membranes intersegmentaires des différents articles du corps chez les Insectes.

b) - Chez la larve (pl.I, photo 7)

Nous retrouvons les *sensilla chaetica* articulées et trapues de type Ap ; elles s'insèrent sur un petit dôme cuticulaire. Cette disposition sur une proéminence est typique des sensilles larvaires chez de nombreux Insectes. Nous retrouvons aussi les *sensilla trichofœdea* articulées, de petite taille de type Cp, les *sensilla campaniformia* de type Gp, et les *sensilla coeloconica* de type Hp. Il n'y a par contre, qu'une sensille de type Bp (articulée et très longue) ; elle occupe la place correspondant à la 7ème sensille de l'adulte, près de l'articulation pédicelle-fouet. Les *sensilla basiconica* à parois minces avec pores, de type Ep, sont absentes sur le pédicelle de la larve.

3 - Sur les articles du fouet :

a) - Chez l'adulte

Le deuxième article du fouet, est moins long que le premier ; la répartition des différentes sensilles y est identique, mais leur densité est légèrement supérieure.

Nous observons 7 types de sensilles(1). Nous retrouvons les catégories déjà décrites sur le pédicelle, sauf le type Bp. Deux types nouveaux apparaissent : les types Df et Ff.

(1) La planche II (voir trois pages plus loin) donne l'illustration de ce chapitre, elle peut être dépliée.

Type Af : Sensilla chaetica articulées, trapues (pl.II, photos 1 & 2). Ces sensilles ressemblent beaucoup à celles décrites sur le pédicelle et sur le scape, mais elles sont plus longues. Cannelées et barbelées à l'extrémité, elles ne sont plus couchées, elles s'écartent de la surface d'un angle de 45 degrés environ. Leur densité est plus faible que sur le pédicelle. Sur le premier article du fouet, nous en dénombrons en moyenne 34 grandes d'environ $250\ \mu$ de long, 14 plus courtes et plus couchées localisées à la base de l'article, et 6 plus réduites à l'autre extrémité. Sur le deuxième article, nous en dénombrons 22, elles sont un peu plus courtes. Sur coupes au microscope électronique, nous n'observons pas de dendrites à l'intérieur du processus externe de ces sensilles.

Type Cf : Sensilla trichoïdea articulées, de petite taille (pl.II, photo 3). Longues de 6 à $9\ \mu$, ces sensilles sont implantées à 45° , leur extrémité dépasse juste au dessus de l'ensemble des sensilles couchées que nous allons décrire maintenant.

Type Df : Sensilla trichoïdea non articulées, à parois épaisses (pl.II, pl.III, photos 1 & 5). Ces sensilles qui mesurent $35\ \mu$ de long, ont une section ovale de $1,4\ \mu$ sur $1,6\ \mu$, leur paroi dans sa portion la plus épaisse, mesure $0,5\ \mu$ et dans sa partie moyenne $0,3\ \mu$. Sur coupes, nous observons parfois deux, mais le plus souvent une seule dendrite de $0,2\ \mu$ de diamètre, avec de 4 à 8 microtubules. Sur quelques coupes, nous remarquons une expansion de la dendrite allant vers une région très amincie de la paroi (pl.II, photo 1). Au microscope électronique à balayage, nous n'avons pas observé de pores à la surface, la seule ornementation, d'ailleurs peu visible, est un très léger sillon latéral. Ces sensilles sont très nombreuses, nous estimons qu'il y en a environ 1200 sur le premier article et 800 sur le deuxième.

Type Ef : Sensilla basiconica non articulées, à parois minces, avec pores (pl.II, photo 1). Nous retrouvons sur toutes les faces des articles du fouet, un type de sensille morphologiquement semblable à celui déjà observé à la face inférieure du pédicelle de l'adulte. Ces sensilles mesurent $26\ \mu$ de longueur, pour un diamètre à la base de $2\ \mu$, qui passe à $1\ \mu$ à l'extrémité. Leur paroi qui mesure de $0,2$ à $0,3\ \mu$ d'épaisseur, est perforée de nombreux pores visibles sur coupes et au microscope électronique à balayage (pl.III, photos 4 & 5). Chaque pore a un diamètre de $0,10$ à $0,15\ \mu$; il y a en moyenne 15 pores par μ^2 de surface, ce qui fait environ 1500 pores par sensille.

En ultrastructure, nous observons à l'intérieur du processus externe (pl.III, photo 4), de grandes vacuoles séparées par des travées et de nombreuses ramifications dendritiques ; nous en dénombrons environ 80 avec, à l'intérieur de chaque ramification, de 1 à 10 microtubules. Nous estimons le nombre de ces sensilles à 250 sur le premier article du fouet, et à 150 sur le second.

Type Ff : Sensilla basiconica non articulées, à doubles parois (pl.II, photos 1 & 2). Les sensilles courtes, de 6 à 10 μ de long sur 1 μ de diamètre, possèdent sur les 2/3 distaux de leur longueur, 12 sillons longitudinaux étroits délimitant des cannelures dont deux sont plus larges. Sur coupes, nous observons (pl.III, photo 6), trois dendrites entourées par deux anneaux concentriques réunis par des ponts de chitine. Nous estimons le nombre de ces sensilles, à 200 sur le premier article du fouet et à 150 sur le second.

Type Gf : Sensilla campaniformia (pl.II, photo 3 ; pl.III, photos 2 & 3). Les sensilles de ce type, sont identiques à celles déjà décrites sur le pédicelle. Nous les retrouvons au voisinage des articulations et çà et là, au nombre d'environ une dizaine sur chaque article du fouet.

Type Hf : Sensilla coeloconica (pl.II, photos 2 & 3 ; pl.III, photo 8). Très semblables, mais plus grandes que celles du pédicelle, nous les trouvons isolées, sur toutes les faces des deux articles du fouet. Un groupe caractéristique de cinq de ces sensilles, associé à une sensille Cf et à une de type Gf, s'observe d'une façon constante près de l'extrémité distale du premier article, face externe. Ce groupe se retrouve d'une préparation à l'autre, avec cependant de légères variations dans la place des sensilles (pl.II, photo 2).

b) - Chez la larve

Les grandes *sensilla chaetica* de type Af, les petites *sensilla trichodea* de type Cf, les *sensilla campaniformia* de type Gf, les *sensilla coeloconica* de type Hf, se retrouvent toutes chez les différents stades larvaires, mais en nombre réduit. Le petit groupe caractéristique de sensilles que nous venons de décrire au paragraphe précédent, s'observe dans la même région externe du premier article de la larve (pl.II, photo 6). Mais, il n'y a que 2 à 3 *sensilla coeloconica* et d'un aspect légèrement différent : les bords de la cuvette sont plus abrupts (pl.II, photo.8, comparer avec pl.III,photo.8).

Mais les *sensilla trichoïdea* à parois épaisses type Df, les *sensilla basiconica* à parois minces type Ef et celles à double paroi type Ff, se localisent uniquement sur les 2/3 distaux du second article du fouet (pl.II, photos 5 & 7). Dans cette région, elles se répartissent comme chez l'adulte (pl.II, photo 4).

PLANCHE II

- Les sensilles des articles du fouet. Les photos 1, 2 et 3 concernent l'adulte, les autres, la larve du dernier stade.

Photo 1 - Détail de la face inférieure du 2ème article, avec les sensilles Af, Df, Ef, Ff, Gf, Hf.

Photo 2 - Vue d'ensemble de la partie distale externe du 1er article du fouet montrant la situation caractéristique du groupe des 4 *sensilla coeloconica* (Hf).

Photo 3 - Détail de la face inférieure au milieu du 1er article du fouet. Nous retrouvons les mêmes sensilles que sur le 2ème article (photo 1).

Photo 4 - Chez la larve, uniquement la partie distale du 2ème article du fouet, porte les mêmes sensilles que les deux articles du fouet de l'adulte.

Photo 5 - Le premier tiers du 2ème article du fouet ne porte pas de sensille de type Df, Ef et Ff.

Photo 6 - Partie distale externe du 1er article du fouet. A comparer avec la région correspondante chez l'adulte (photo 3); nous retrouverons le groupe des sensilles Hf, la sensille Gf et Cf et les sensilles Af, mais les sensilles D, E, F, manquent.

Photo 7 - Tiers proximal du premier article du fouet d'une larve.

Photo 8 - Détail d'une *S. coeloconica* (Hf) larvaire.

La barre d'étalonnage représente 10µ, sauf pour la photo 8 où elle indique 1µ.

PLANCHE III

- Ultrastructure de quelques types de sensilles des articles du fouet.

Type Df. : *S. trichoïdea* à parois épaisses (photo 1), type Ef. : *S. basiconica* avec pores, type Ff. : *S. basiconica* avec sillons.

Le type Df sur coupe (photo 1) possède une paroi épaisse et une dendrite qui émet un prolongement vers une région très amincie de la paroi. Sur les photos 3 et 5, nous voyons à la surface de cette sensille Df. un léger sillon sans toutefois pouvoir y observer de pores avec certitude.

Le type Ef visible en coupe (photo 4) présente une surface avec de nombreux pores (flèches). A l'intérieur, les ramifications dendritiques (80 à 100) baignent dans le liquide d'une vacuole cloisonnée. Sur la photo 5, les pores sont visibles de l'extérieur, il sont au nombre de 13 environ au micron carré.

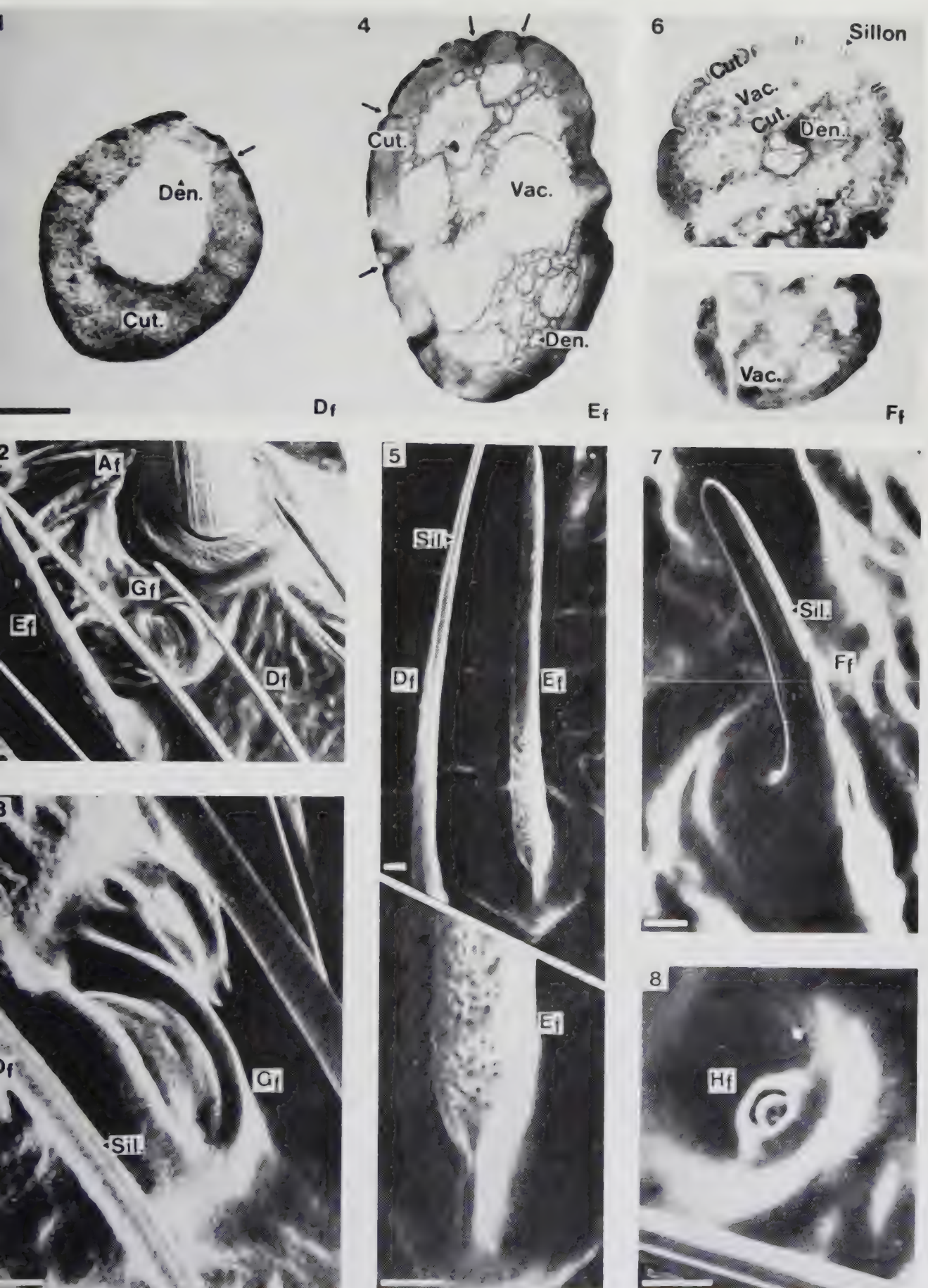
Le type Ff sur coupes (photo 6) montrent trois dendrites entourées de deux anneaux chitineux concentriques réunis par des ponts. Des sillons délimitent douze cannelures longitudinales dont deux sont plus larges; nous retrouvons cette ornementation sur la photo 7: les sillons ne s'étendent que sur les 2/3 distaux de la sensille.

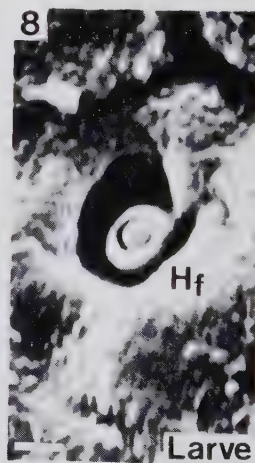
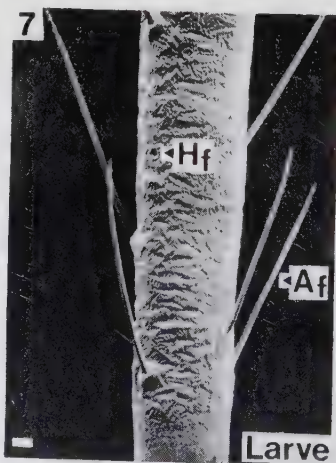
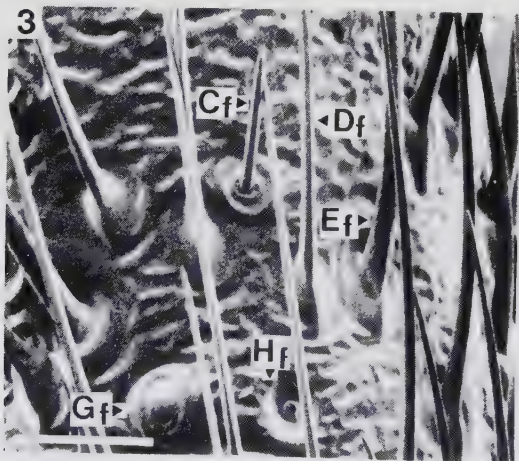
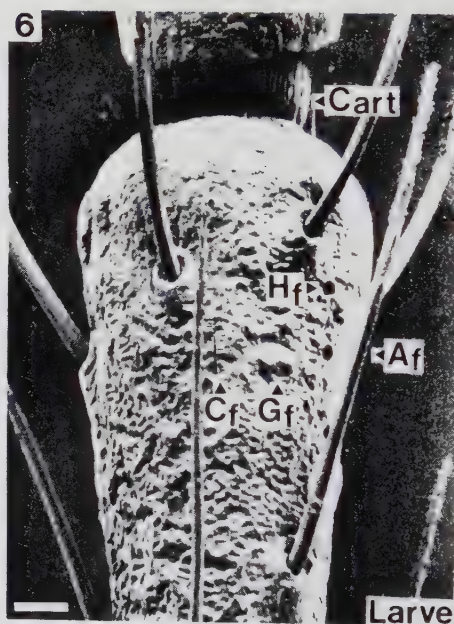
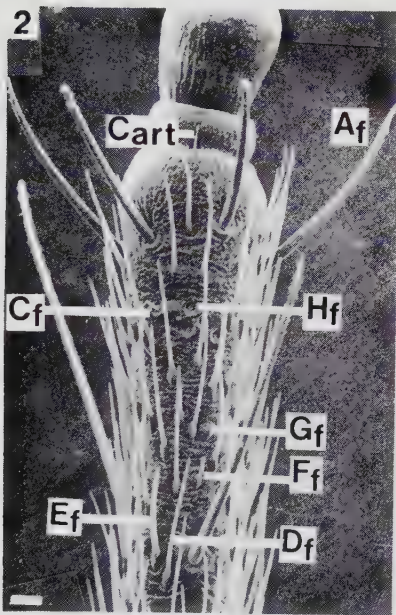
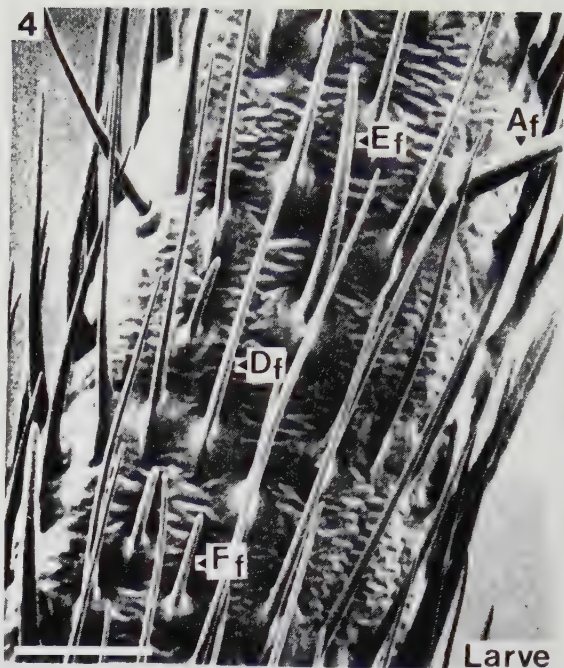
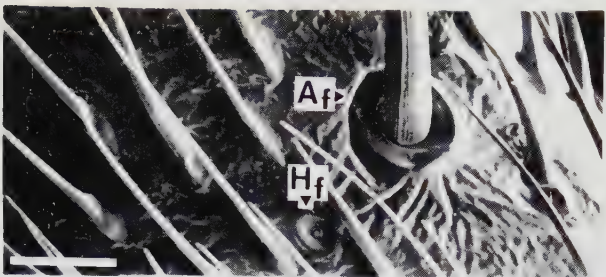
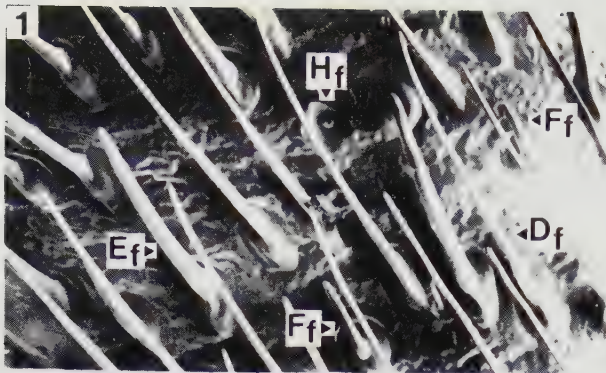
Type Af. - Seule la base articulée est visible (photo 2).

Type Gf - Photo 2 et 3. Noter le renforcement cuticulaire périphérique et une petite dépression au centre.

Type Hf - La pointe de la sensille effleure juste à l'orifice d'une cavité cuticulaire située dans une dépression en entonnoir (photo 8)

La barre d'étalonnage représente 1µ, sauf pour les photos 1, 4 & 6 où elle indique 0,5µ.





D - COMPARAISON AVEC L'EQUIPEMENT SENSORIEL DES ANTENNES DU RHODNIUS

Les deux Réduvides : *Triatoma* et *Rhodnius*, ont des comportements d'orientation vers l'hôte, très semblables. C'est pour cette raison que nous comparons les sensilles de leurs antennes.

Nous avons regroupé sur la planche IV, quelques photos des sensilles situées sur les différents articles antennaires des adultes et des larves de *Rhodnius prolixus*. Nous y retrouvons les mêmes types de sensilles, réparties de la même façon. En particulier chez les larves, les types Df, Ef et Ff n'occupent que la portion distale du deuxième article du fouet. Cette région est peu pigmentée et se distingue nettement, même à l'oeil nu, du reste de l'antenne.

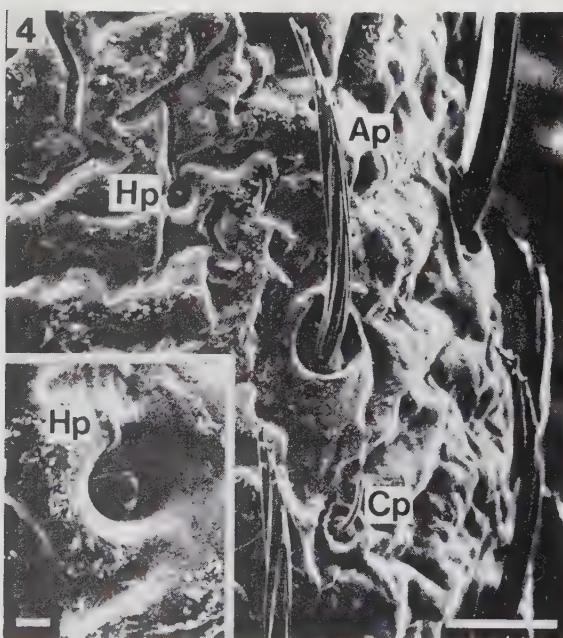
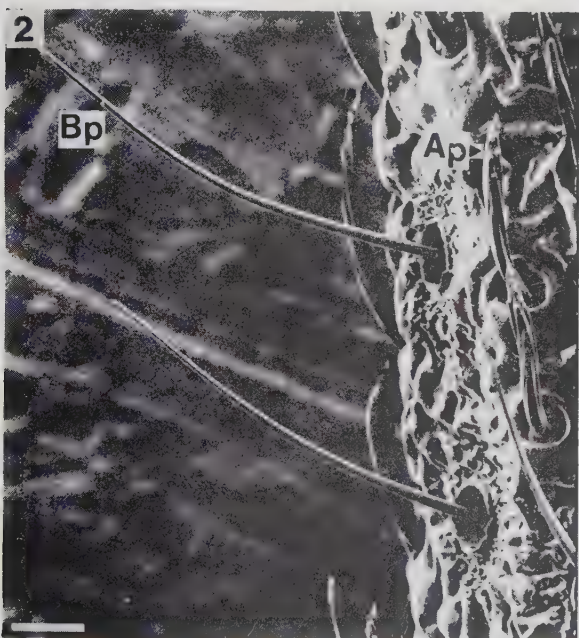
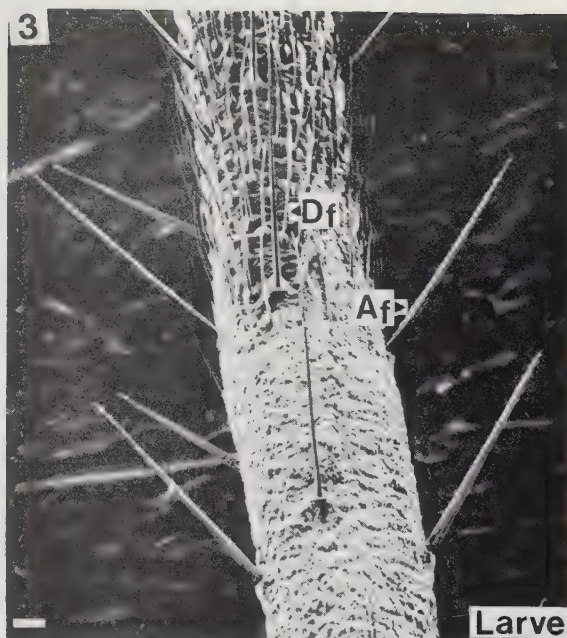
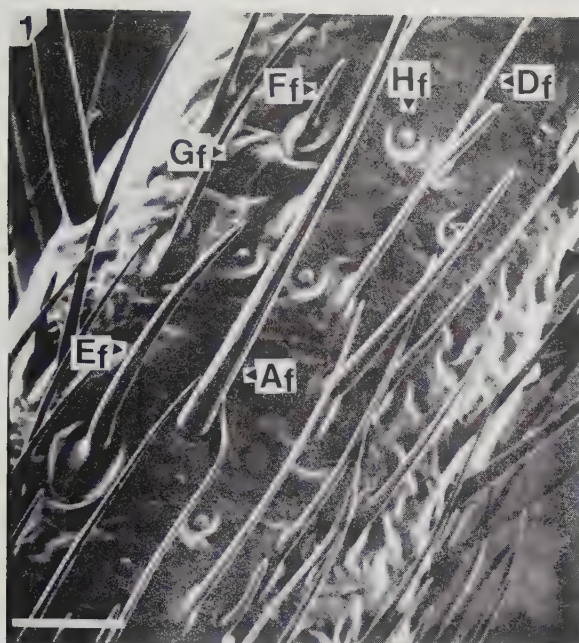


Planche IV

Planche IV - Les sensilles antennaires du *Rhodnius*

Photo 1 - Région distale externe du premier article du fouet de l'adulte. Nous retrouvons les mêmes types de sensilles que chez le triatome.

Photo 2 - Pédicelle, région distale, face supérieure : deux longues sensilles du type (Bp).

Photo 3 - Chez la larve du *Rhodnius*, les types Df, Ef et Ff se localisent aussi uniquement sur la portion distale du 2ème article du fouet.

Photo 4 - Le pédicelle avec ses sensilles Ap, Cp et Hp. En encart : une sensille Hp du pédicelle de l'adulte.

L'étalonnage représente 10 μ , sauf pour l'encart de la photo 4 où il indique 1 μ .

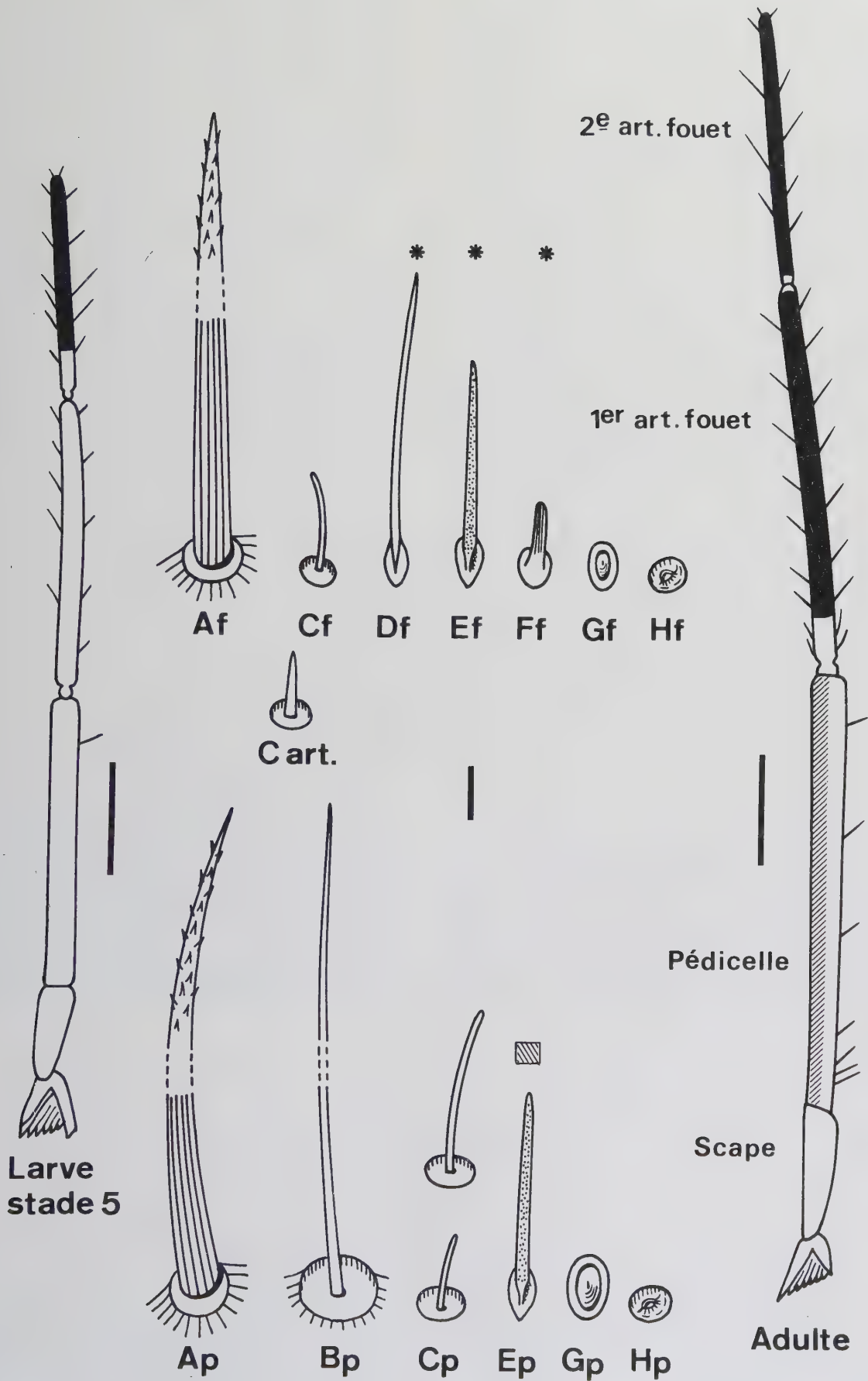


Planche V

Dépliant destiné à faciliter la lecture
de la troisième partie
(Étude électrophysiologique des récepteurs).

Planche V - L'antenne de l'adulte du Triatome est figurée à droite; celle de la larve à gauche .

Les sensilles marquées d'une astérisque (Df, Ef et Ff) ne se trouvent que dans les régions figurées en noir des articles du fouet, c'est-à-dire sur les 3/4 du deuxième article de l'antenne larvaire, et sur le deuxième article et les 3/4 du premier chez l'adulte.

Le type de *sensilla basiconica* (Ep) marqué d'un carré hachuré, ne se localise que sur la face inférieure du pédicelle chez l'adulte. Nous avons hachuré cette région sur le schéma.

Les antennes droites sont représentées vues par leur face interne, la face supérieure est donc à droite.

Nous avons figuré quelques sensilles (Af), en fait, elles sont distribuées tout autour des articles du fouet.

Pour le pédicelle, nous avons représenté sur la face supérieure, toutes les sensilles (Bp), (7 pour l'adulte, 1 pour la larve).

L'étalonnage représente 1mm pour les antennes et 5μ pour les sensilles.

E - CONCLUSION PARTIELLE

Notre but dans cette partie morphologique, était de compléter l'inventaire des sensilles déjà décrites sur l'antenne de *Rhodnius prolixus* par WIGGLESWORTH & GILLET (1934). Ceci, afin de pouvoir réaliser une étude électrophysiologique des récepteurs impliqués dans l'acte hématophage et en particulier de préciser quelles sont les sensilles qui possèdent des récepteurs thermiques.

En ne considérant que des critères morphologiques, il est possible de classer les sensilles de l'antenne de *Triatoma infestans* en huit grandes catégories (de A à H). Nous avons regroupé les renseignements les concernant dans la planche V (dépliant). A l'intérieur de chaque type, nous pouvons observer, soit des variations de taille (Af est trois fois plus longue que Ap), soit des variations de forme. Les sensilles coeloconiques présentes sur les articles du fouet chez les larves, ressemblent plus à celles du pédicelle de l'adulte qu'à leurs homologues sur les articles du fouet des adultes.

Nous schématisons (pl.V), l'antenne de l'adulte et celle de la larve du 5^e stade, ainsi que les différentes sensilles qu'on y rencontre. Deux antennes droites sont représentées en vue latérale interne. Pour les orienter facilement, nous les prélevons avec un lambeau de capsule céphalique. Mais, l'antenne de l'adulte peut être orientée aussi en se basant sur les sept soies fines du type Bp localisées à la face supérieure du pédicelle ; ou encore, sur les sensilles Ep (marquées d'un carré pl. V) que l'on rencontre uniquement sur la face inférieure du pédicelle de l'adulte (zone hachurée pl.V).

Nous avons ombré, sur les schémas d'antenne de la planche V, les régions du fouet où se trouvent les sensilles Df, Ef et Ff (repérées par une astérisque). Ces sensilles sont présentes sur les antennes de tous les stades larvaires, mais uniquement à la partie distale du dernier article antennaire.

Nous n'avons observé de différences morphologiques, ni dans la répartition, ni dans la forme des sensilles, entre les mâles et les femelles.

Les larves possèdent les mêmes catégories de sensilles que les adultes mais, leur répartition est différente pour trois types d'entre elles. Nous allons tirer partie de cette observation, en réalisant des expériences comportementales qui vont nous permettre d'aborder le rôle de certaines sensilles dans la phase d'orientation au voisinage de l'hôte.

Disposant maintenant d'une carte de la répartition des sensilles, première étape à toute expérimentation, nous pourrions comparer du point de vue physiologique, des sensilles ayant au moins en commun des caractères morphologiques.

Le nombre des sensilles dont à la fois l'ultrastructure et les fonctions sont bien connues, est encore très faible. Aussi pour le moment, en l'absence de contrôle électrophysiologique, il est très hasardeux d'essayer de définir la fonction d'une sensille en se basant uniquement sur des données morphologiques. Cependant, ces observations morphologiques permettent d'orienter les recherches : ainsi, une sensille articulée est présumée posséder un mécanorécepteur à sa base, une sensille aux parois poreuses aura probablement une fonction olfactive. Un autre avantage d'une étude préalable au microscope à balayage, est d'avoir un inventaire aussi complet que possible. Dans le cas présent, les *sensilla coeloconica* de petite taille et sans processus externe, avaient échappé à l'observation optique.

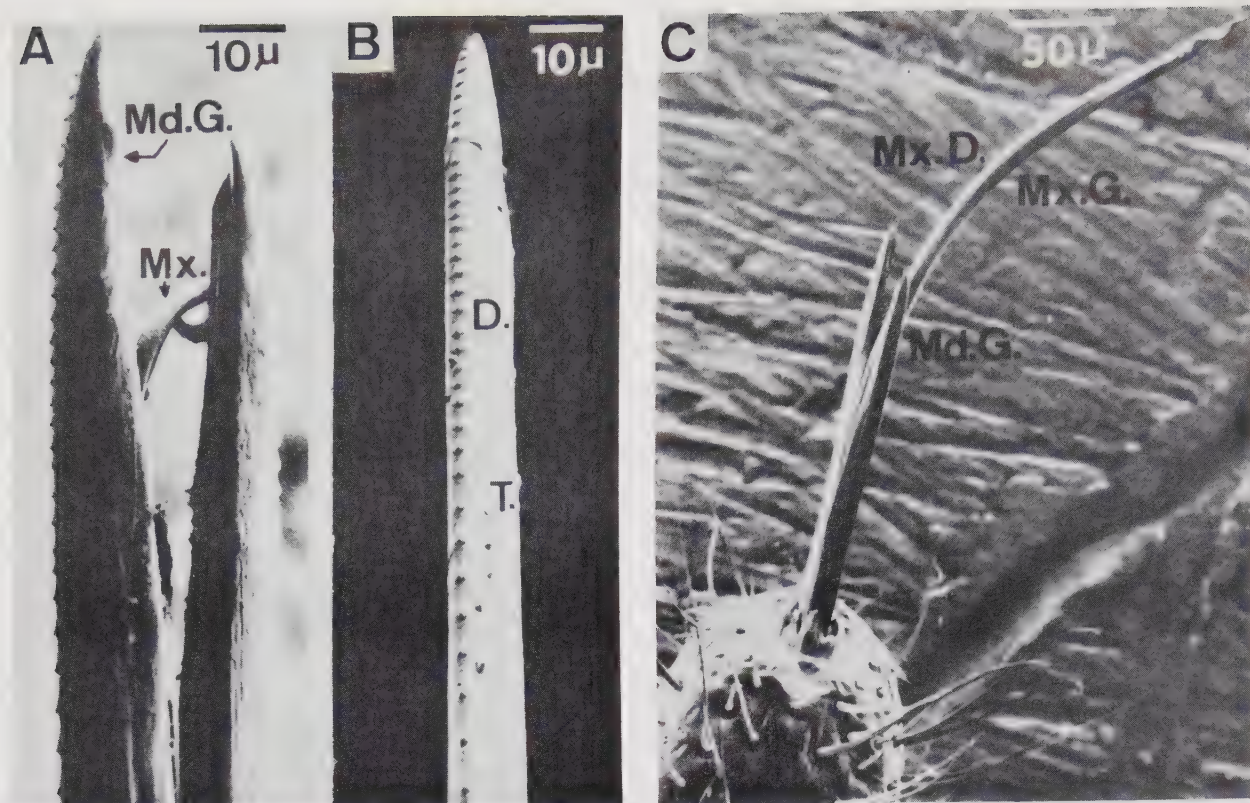


Planche VI

Planche VI-

A - Pointe des stylets mandibulaires. Ces stylets sont rigides, acérés et dentelés.

B - Crête externe d'un stylet mandibulaire. A un millimètre environ de l'extrémité, l'espacement entre les dents augmente et la surface présente de fines stries longitudinales et quelques tubercules.

C - Les stylets mandibulaires livrent passage au faisceau des stylets maxillaires.

Md.: stylet mandibulaire; Mx.D. et Mx.G. :stylet maxillaire droit et gauche; D.: dents; T.: tubercules.

CHAPITRE II.

LES STYLETS.

A - ANATOMIE

Les appendices buccaux sont regroupés en un faisceau contenant deux stylets mandibulaires situés de part et d' autre de deux stylets maxillaires joints par des coaptations complexes. Chaque stylet représente une pièce buccale modifiée, il se compose d'un massif épithélial allongé : l'organe styligène et d'une partie sclérifiée : la soie piqueuse.

1 - Stylets mandibulaires

Les deux stylets creusés en gouttière, ont leurs faces concaves en regard. Les deux ailes latérales diminuent progressivement jusqu'à l'apex qui se termine comme la pointe d'une aiguille à injection.

Un examen au microscope à balayage (BERNARD, 1974), nous montre que leurs crêtes externes sont garnies de dents recourbées vers l'arrière. A un millimètre environ de l'extrémité, l'espacement des dents augmente, tandis que la surface externe des stylets, présente des stries longitudinales et porte quelques tubercules (pl.VI, fig. A & B).

Les deux stylets sont mobiles l'un par rapport à l'autre dans le sens longitudinal. Lorsqu'ils sont protractés, ils dépassent l'extrémité du rostre de 2 à 3 millimètres. Dans cette position, nous observons entre leurs pointes écartées, les stylets maxillaires coaptés (pl.VI, C). Au contraire, à leur sortie du rostre, leurs pointes étaient jointives.

2 - Stylets maxillaires

Ces deux pièces cuticulaires présentent des zones d'ajustage pratiquement jusqu'à leur extrémité. Elles forment un tube de 9μ dont l'extrémité plus effilée, a un diamètre de l'ordre du micron. Les coaptations délimitent à l'intérieur du tube, deux canaux : un canal salivaire et un canal alimentaire. Ces deux canaux fusionnent dans la région subterminale (fig. 12).

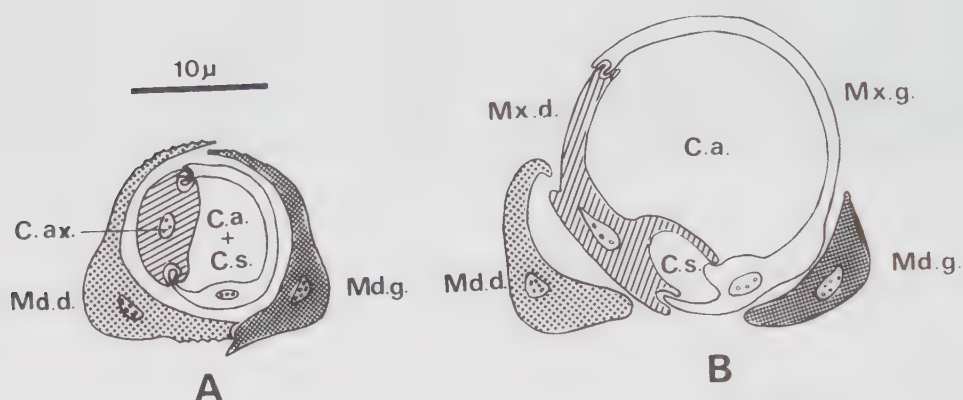


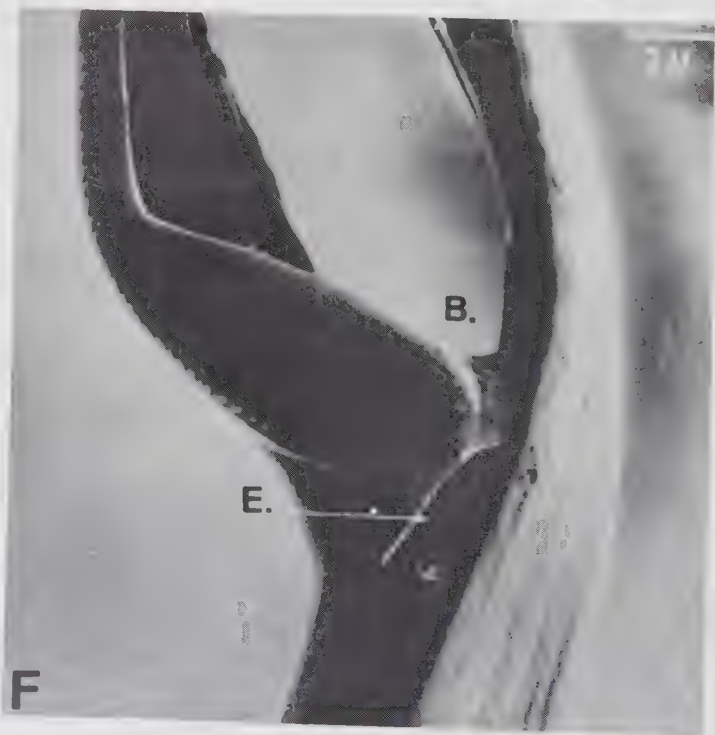
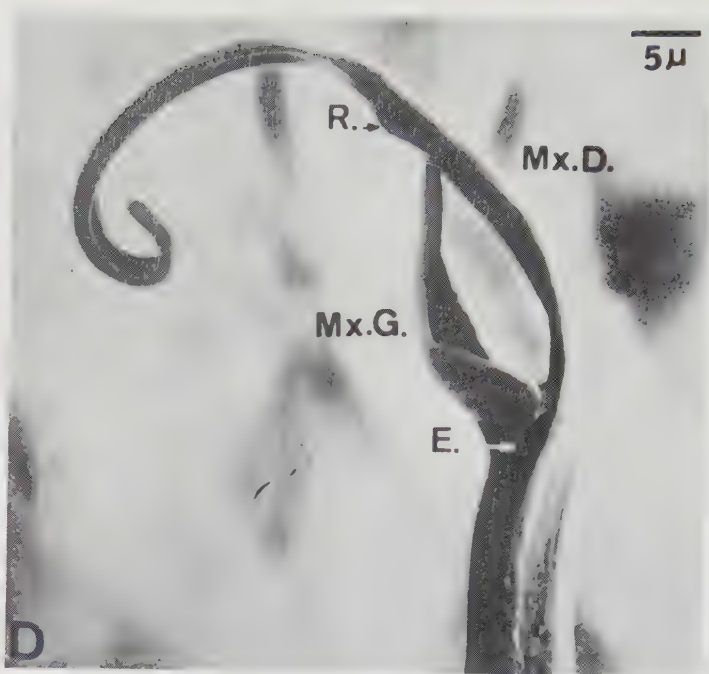
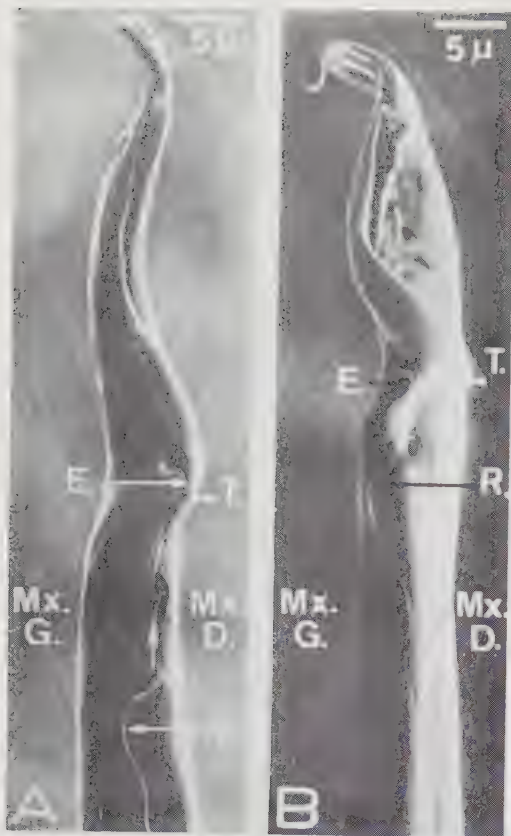
Fig. 12 - Schéma de coupes transversales du faisceau des stylets maxillaires coaptés et des stylets mandibulaires (la face ventrale est vers le haut).

En A - Près de l'extrémité, le canal alimentaire (C.a.) et le canal salivaire (C.s.) sont confondus.

En B - Dans la région médiane, le canal alimentaire a un diamètre plus important, il est séparé du canal salivaire. Les dendrites figurés dans la cavité axiale de chaque stylet ne sont visibles qu'en microscopie électronique.

C.a.: canal alimentaire, C.ax.: cavité axiale du stylet avec les dendrites; C.s.: canal salivaire; Md.d. et Md.g. : Stylets mandibulaires droit et gauche; Mx.d. et Mx.g.: Stylets maxillaires droit et gauche.

L'extrémité des deux stylets maxillaires n'a pas la même forme. Le stylet gauche se termine en pointe allongée en biseau ; lorsque nous le séparons de l'autre stylet, sa pointe reste rectiligne. Le stylet droit par contre, a sa partie terminale plus effilée, celle-ci se recourbe vers l'intérieur si les deux stylets sont séparés.



Une étude plus approfondie au microscope électronique à balayage, montre que les positions relatives des deux extrémités des stylets, diffèrent selon l'état d'avancement du repas. Pour que les stylets demeurent dans la position physiologique qu'ils avaient au moment du prélèvement, nous déposons immédiatement une goutte de paraffine en fusion sur la partie sectionnée du rostre.

- Nous avons prélevé les stylets au tout début du repas (pl. VII : A & B). A ce stade, lorsque les stylets commencent à explorer le milieu nourricier, l'ouverture du canal alimentaire est fermée, les pointes des deux stylets maxillaires droit et gauche se trouvent pratiquement au même niveau. A 30 μ de son extrémité, le stylet gauche présente une expansion triangulaire appelée "talon" qui enserre l'extrémité amincie du maxillaire droit. Nous notons à cet endroit la présence d'une petite dépression en entonnoir et d'une encoche dont les lèvres sont jointives ; le stylet droit présente à 45 μ de son extrémité, un élargissement que nous dénommons "redan".

- Lorsque la section du labium a été réalisée plus tardivement pendant la phase de pompage (pl. VII : C & D), la pointe du maxillaire droit dépasse l'extrémité du gauche (de 50 μ pl. VII photo C ; de 140 μ pl. VII photo D).

Nous constatons sur les photos de détail (E & F pl. VII) que la pointe du maxillaire gauche a basculé, elle s'est écartée en démasquant l'ouverture du canal alimentaire ; ce basculement a été provoqué par le passage du redan du maxillaire droit, les lèvres de l'encoche sont ouvertes et la déformation est maintenue du fait de l'engagement du talon du maxillaire gauche dans une rainure marginale du maxillaire droit.

Planche VII -

A et B - Stylets maxillaires coaptés vus par la face dorsale sous deux angles légèrement différents (bouche fermée). Le redan du maxillaire droit est en retrait par rapport au talon du maxillaire gauche, l'encoche est fermée.

C et D - Stylets maxillaires (bouche ouverte). Le passage du redan a provoqué le basculement de la pointe du maxillaire gauche. Le talon qui, précédemment enveloppait l'extrémité du maxillaire droit est maintenant engagé dans une rainure marginale. L'encoche est ouverte.

E - Détail de l'extrémité du maxillaire droit. Dans les conditions normales l'extrémité est toujours un peu recourbée en crosse, ici cet effet est accentué par la déshydratation. La partie terminale est en harpon.

F - Détail de la région du talon du maxillaire gauche engagée dans la rainure marginale. L'ouverture de l'encoche est bien visible. Noter aussi la présence de petites dents sur le bord externe de la pointe du maxillaire gauche (comparer avec B). Entre les deux stylets se trouve l'ouverture du canal alimentaire ou bouche fonctionnelle.

E.: encoche; T.:talon; R.: redan; Mx.D. et Mx.G.: stylets maxillaires droits et gauches; R.M. : rainure marginale; B.: bouche fonctionnelle.

B - INSERTION DES STYLETS DANS LA CAPSULE CEPHALIQUE

1 - Organes styligènes mandibulaires (fig. 13)

Ils sont localisés au niveau de la zone d'insertion de l'antenne, les deux organes sont en position très latérale et indépendants l'un de l'autre. Chaque organe est emballé dans une gaine atriale sur laquelle s'insèrent les muscles. Les muscles rétracteurs sont fixés sur un tendon cuticulaire qui prolonge l'organe styligène d'une centaine de microns. Les muscles protracteurs s'insèrent sur une sclérite de forme triangulaire qui joue le rôle de levier.

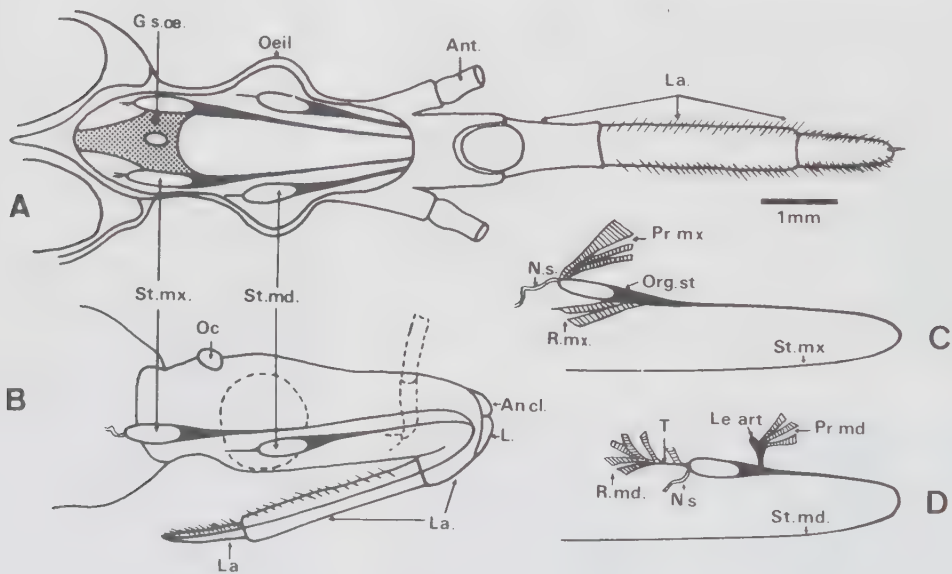


Fig.13 - Ces quatre schémas à la même échelle, situent la position des stylets.

En A - La tête est vue par la face inférieure, le rostre est ramené vers l'avant. Le plancher de la capsule céphalique (gula) a été enlevé, montrant la localisation des stylets en place.

En B - La tête est vue de profil, les stylets et leurs organes styligènes sont supposés vus par transparence.

En C et D - Situation de muscles protracteurs et rétracteurs sur les organes styligènes. Stylet maxillaire (C) et mandibulaire (D).

An.cl. : antéclypéus; Ant.: antenne; G.s.œ. : ganglion sous-œsophagien; La.: labium; L.: labre; Le.art.: levier articulaire de la mandibule; N.s.: nerf sensoriel; Org.st.: organe styligène; Pr.mx. et Pr.md.: muscles protracteurs maxillaire et mandibulaire; R.md.et R.mx.: muscles rétracteurs mandibulaire et maxillaire; St.md. et St.mx.: stylets mandibulaire et maxillaire.

Ce dispositif est fixé à la base même de la soie, sur une partie cuticulaire bien pigmentée (fig.13,D).

2 - Organes styligènes maxillaires

Ils sont également situés latéralement, mais plus en arrière (fig.13, A), à 1,5mm environ des organes styligènes mandibulaires, au niveau postérieur de l'oeil. Les muscles rétracteurs, au nombre de deux, sont fixés sur la gaine atriale, au niveau de la base de l'organe styligène.

Le muscle protracteur est formé d'un grand nombre de fibres qui s'insèrent en éventail tout au long de l'organe styligène.

Les deux stylets sont indépendants à leur base et ils possèdent chacun un jeu de muscles protracteurs et rétracteurs. Au niveau de l'épipharynx, ils se regroupent et leurs coaptations délimitent dans la région du rostre, les deux canaux : alimentaire et salivaire (fig.12).

En position de repos, la trompe est repliée sous la tête, les stylets présentent alors un coude qu'ils conservent s'ils sont isolés par dissection (fig. 13, C & D).

L'insertion des stylets maxillaires, est postérieure à celle des mandibulaires, mais, comme ils sont plus longs, les quatre pointes au repos arrivent au même niveau et le faisceau de stylets ne sort pas de la trompe. L'amplitude du mouvement de protraction du groupe des soies maxillaires coaptées, est plus importante que celle du groupe des soies mandibulaires. Ainsi, pendant l'acte de piqure, les stylets maxillaires peuvent sortir de près de trois millimètres de plus que les stylets mandibulaires.

C - INNERVATION

Les nerfs sensitifs et moteurs des muscles, aboutissent ou partent de la zone antérieure et ventrale du ganglion sous-oesophagien. Chez *Rhodnius*, PINET (1967), distingue deux troncs nerveux principaux. Nous les retrouvons chez le Triatome (fig.14) : un tronc antérieur avec les nerfs

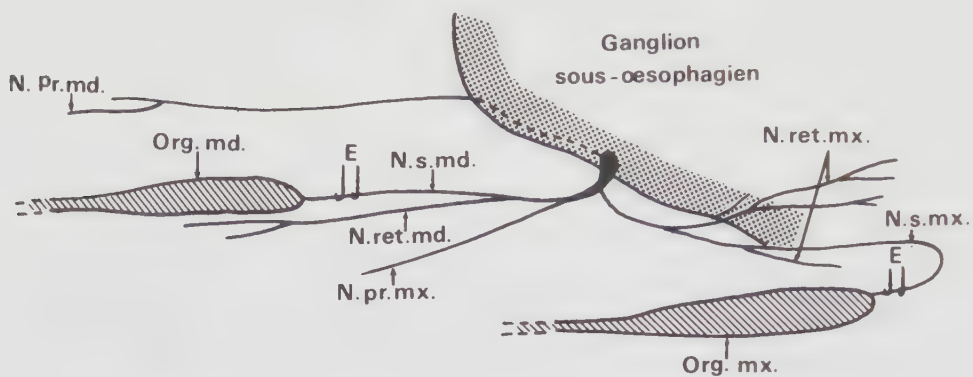


Fig.14 - Innervation des mandibules et des maxilles du Triatome. Seuls les nerfs sensoriels et les nerfs moteurs se rendant aux muscles protracteurs et rétracteurs des stylets, ont été représentés. En E, nous indiquons les régions où nous plaçons les électrodes pour les enregistrements électrophysiologiques.
 N.pr.md. et N.pr.mx.: nerfs des muscles protracteurs mandibulaires et maxillaires;
 N.r.md. et N.r.mx.: nerfs des muscles rétracteurs mandibulaires et maxillaires;
 Org.md. et Org.mx.: organes styligènes mandibulaire et maxillaire.

moteurs des muscles protracteurs mandibulaires ; un tronc médian qui donne d'une part les nerfs moteurs des muscles rétracteurs et protracteurs maxillaires et mandibulaires, et d'autre part, les nerfs sensitifs maxillaires et mandibulaires. C'est sur ces deux dernières ramifications que nous plaçons les électrodes d'enregistrement pour les expériences d'électrophysiologie.

D - ETUDE ULTRASTRUCTURALE

PINET (1970), a effectué une étude expérimentale de la formation du stylet et spécialement de ses coaptations chez *Rhodnius*. Il a aussi mis en évidence par des colorations au bleu de méthylène, des neurones et en a étudié l'ultrastructure.

1 - Neurones des stylets mandibulaires

Chaque stylet renferme au niveau de l'organe styligène, deux groupes de neurones : un groupe apical de six, et un groupe basal de quatre. Dans chacun de ces groupes, les neurones sont associés par deux et enveloppés dans une même cellule gliale.

Le stylet mandibulaire a donc trois paires de cellules sensorielles dans le groupe apical, et deux paires dans le groupe basal ; au total, cinq paires de neurones. Dans chaque paire, un seul neurone émet une dendrite distale prolongée jusqu'à l'extrémité du stylet ; l'autre neurone de la paire, ne possède qu'une dendrite courte. Sur les coupes de la cavité axiale du stylet, nous retrouvons cinq dendrites, alors que sur les coupes du nerf, se distinguent dix axones : cinq de grand diamètre, et cinq de petit diamètre qui correspondent probablement aux neurones à dendrite courte.

2 - Neurones des stylets maxillaires

La situation est ici beaucoup plus simple, car il n'y a que trois cellules. Chacune d'elles possède une dendrite longue qui s'étend jusqu'à l'extrémité du stylet.

Nous décrivons les détails ultrastructuraux d'une des cellules sensorielles bipolaires, car elle présente les éléments architecturaux que l'on rencontre dans les cellules sensorielles chez les Arthropodes ; non seulement dans un mécanorécepteur, mais aussi dans les chimiorécepteurs (1).

Les trois parties classiques du neurone, se retrouvent : la dendrite, le corps cellulaire, l'axone (fig.15).

a) - la dendrite

Elle se subdivise en trois zones fort distinctes, du moins morphologiquement :

- Une partie distale grêle, de 0,8 micron de diamètre environ, et exceptionnellement longue (10 millimètres) ; elle renferme essentiellement des microtubules et quelques vésicules.
- Une zone moyenne ou ciliaire, avec neuf paires de microtubules en anneau, sans la paire centrale ; cette région commence par un renflement.
- Une région proximale dont le diamètre est beaucoup plus important (10 μ environ), sa longueur est d'environ 50 μ ; elle est adjacente au péricaryon et renferme comme ce dernier, les éléments cellulaires communs à toutes les cellules. Notons en particulier la présence de mitochondries abondantes, ainsi que de nombreux éléments de Golgi. Elle renferme aussi à l'apex, un anneau à caractère centrosomien.

(1) L'ultrastructure ne permet pas de distinguer un neurone mécanorécepteur d'un neurone chimiorécepteur. Seules leurs structures et cellules annexes, sont différentes.

b) - le pericaryon

Il a une forme ovoïde de 15 μ environ, son cytoplasme est riche en organites et inclusions.

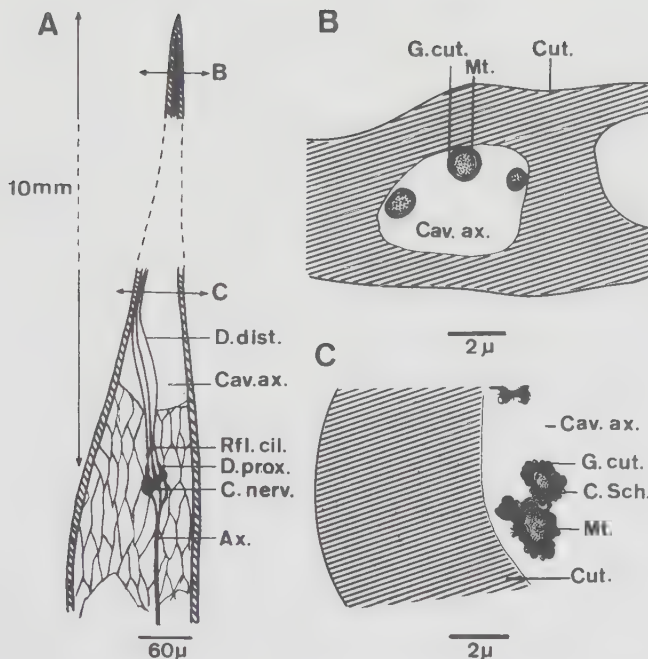


Fig.15 - Schéma effectué d'après des coupes au microscope électronique. Il est destiné à préciser la taille de la dendrite distale du triatome. Ce diamètre varie peu de l'extrémité (niveau B), à la base (niveau C). Le décollement entre la gaine cuticulaire et la dendrite est probablement dû à un artefact de fixation.
Ax.: axone; C.nerv.: cellule nerveuse; Cav.ax.: cavité axiale; D.dist.: dendrite distale; D.prox.: dendrite proximale; Cut.: cuticule; G.Sch.: gaine de Schwann; Mt.: microtubules; Rfl.cil.: renflement ciliaire.

c) - l'axone

Le nerf maxillaire possède trois axones dont les tailles sont très différentes (1,9 μ sur 1 μ pour le plus gros). Chaque axone est entouré par les replis du mésaxone de sa cellule gliale. Au niveau du nerf sensitif, chaque axone est emballé dans sa cellule de Schwann et il existe des lacunes entre les replis des cellules.

d) - les cellules accessoires

La dendrite distale logée dans la cavité axiale du stylet, se retrouve sur coupes jusqu'à l'extrémité du stylet. Cependant, elle est entourée d'une gaine cuticulaire dans la composition de laquelle, entrent des mucopolysaccharides. Nous pouvons la comparer à la gaine périneurienne qui entoure les ganglions et les nerfs des Insectes.

Lorsque la dendrite atteint l'apex du bourgeon styligène, la gaine devient beaucoup plus épaisse, pour finalement se terminer au niveau d'une cellule de Schwann. Cette cellule envoie d'ailleurs des digitations ; il est vraisemblable que c'est elle qui sécrète la gaine cuticulaire.

A l'extrême pointe du stylet, PINET chez le *Rhodnius*, a pu montrer qu'il existe des contacts entre la gaine et la paroi interne de la cavité axiale. Ces contacts sont directs, ou se font par l'intermédiaire de minces membranes.

E - CONCLUSION PARTIELLE

Les stylets des Réduvidés sont homologables aux pièces buccales des autres Insectes, mais ils sont très modifiés et adaptés au régime hématophage. Pendant longtemps, les stylets ont été considérés comme des soies inertes, mais l'étude ultrastructurale a montré qu'ils possèdent des cellules nerveuses, et l'électrophysiologie nous permettra d'étudier la sensibilité de ces organes (troisième partie, chapitre III).

Les cellules nerveuses présentent les différentes parties que l'on retrouve chez la plupart des récepteurs externes des Insectes. Certaines, ont la particularité d'avoir une dendrite distale extrêmement longue (près d'un centimètre, pour un diamètre de l'ordre du micron). Chaque dendrite est entourée d'une gaine cuticulaire.

Nous examinerons les problèmes que pose une telle structure, pour la conduction électrotonique d'un potentiel de récepteur (troisième partie, chapitre V).

Les dispositifs observés à l'extrémité des stylets maxillaires, permettent à l'Insecte, de modifier la forme de l'extrémité de son tube alimentaire suivant qu'il effectue le forage et l'exploration du derme, ou qu'il pompe le sang dans un vaisseau. Nous examinerons dans la quatrième partie, chapitre III, comment s'effectue la commande à distance de l'ouverture de la bouche fonctionnelle.

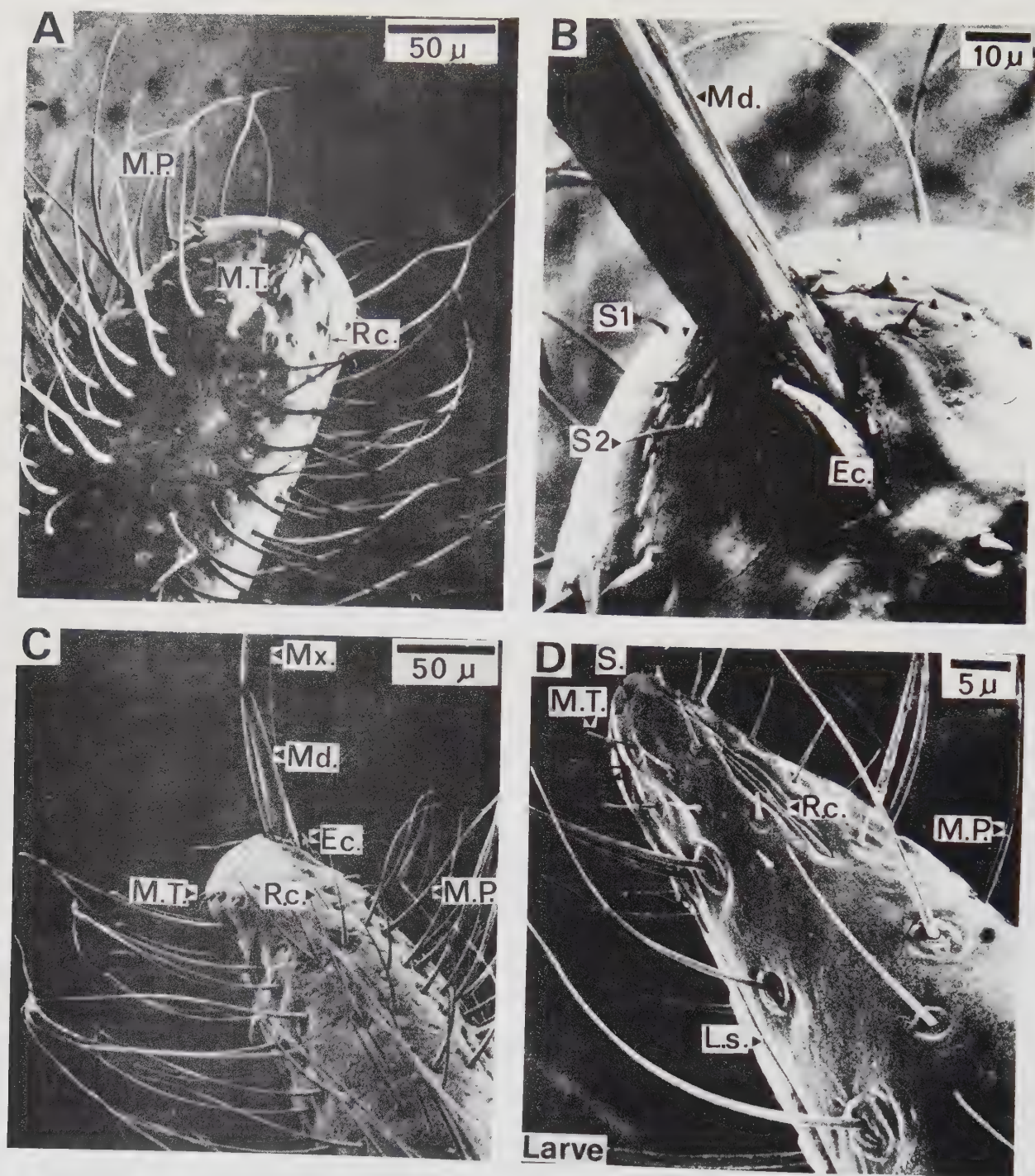


Planche VIII

Planche VIII - Extrémité du rostre chez l'adulte (face inférieure en A et B, profil en C), extrémité du rostre chez la larve du 1er stade (profil en D). Les enregistrements électrophysiologiques sur le nerf labial montrent que les longues soies (M.P.) situées à la base, sont mécanoréceptrices phasiques; les soies courtes en crochet (M.T.) sont mécanoréceptrices toniques. Chez la larve, les sensilles dénommées (S.) et (M.T.) par analogie avec celles de l'adulte, n'ont pas été testées par électrophysiologie. Nous ne connaissons pas la fonction des sensilles courtes à collerette (S₁) et (S₂). En B et C, nous pouvons observer une écaille (Ec.) triangulaire qui est écartée par le passage des stylets. En D, la ligne de suture dorsale (S.) et le repli cuticulaire (Rc.) sont nettement visibles.

CHAPITRE III.

AUTRES ORGANES SENSORIELS IMPLIQUES DANS LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE.

A - LE ROSTRE

Le rostre, comme chez la plupart des Hémiptères Réduvidés, est aussi long (5mm), que la tête sous laquelle il est replié, au repos.

Embryologiquement, il représente la lèvre inférieure ou labium, creusée en gouttière et dont les deux bords se rejoignent à la face supérieure. La face supérieure de la base du rostre, est recouverte d'une languette correspondant au labre, auquel fait suite l'anteclypeus (fig.13). C'est cette région qui est doublée intérieurement par l'épipharynx, lequel forme le plafond du canal alimentaire et porte des organes sensoriels (voir paragraphe suivant : B).

Trois articles forment le rostre. La pièce basale, courte (1mm environ), s'articule avec la tête et permet des mouvements angulaires de 180° dans le plan sagittal. Par contre, son articulation avec le deuxième article, plus long (3mm environ), ne permet que de petits mouvements limités, d'avant en arrière mais non latéralement. Enfin, le troisième article (1mm environ), de forme triangulaire, est mobile dans le sens latéral, mais son déplacement angulaire n'excède pas 60°degrés.

Ce dernier segment porte de nombreuses sensilles, quatre types différents (pl. VIII) :

- de grandes sensilles (MP) qui entreront en contact avec le tégument et les poils de l'hôte, avant le rostre lui-même ;
- de petites sensilles arquées (MT), disposées en couronne ;
- d'autres sensilles (S1) et (S2), pointues, entourées d'une collerette cuticulaire, elles se situent à proximité de l'ouverture qui permet le passage des stylets, cette ouverture est fermée par une écaille triangulaire insérée ventralement, que les stylets écartent en sortant (pl. VIII, B & C).

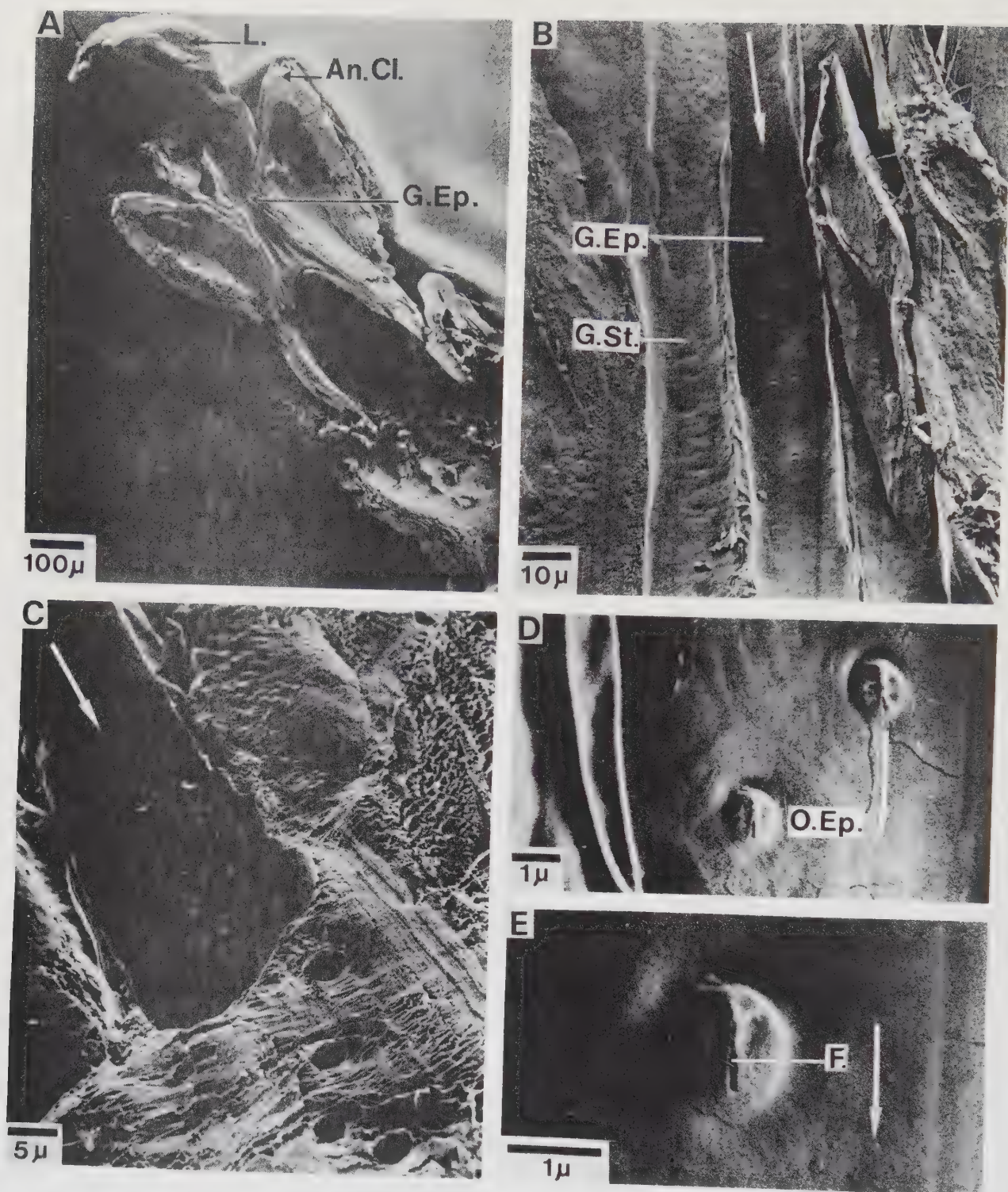


Planche IX

Planche IX - A : vue interne d'une section tangentielle de l'anteclypeus permettant de situer le plafond du pharynx.

B : un grossissement supérieur. Onze organes en forme de pustule de $1,3\mu$ sur $1,5\mu$ environ, s'observent dans la gouttière épipharyngienne.

C : quelques organes épipharyngiens ont été sectionnés tangentielle-ment. Les loges (5μ de diamètre) des cellules sensorielles, sont visibles dans la paroi cuticulaire.

D & E : chaque organe porte une fente (F) parallèle au sens du courant sanguin alimentaire.

An.cl. : anteclypeus ; F. : fente ; G.ep. : gouttière épipharyngienne ; G.st. : gouttière des stylets droits ; L. : labre ; O.ep. : organe épipharyngien. La flèche blanche, indique le sens du courant alimentaire.

Sur les photos du rostre, obtenues au microscope à balayage (pl. VIII), deux zones de forme allongée sont nettement visibles (Rc.), elles pourraient correspondre à des plages sensorielles ; mais, un examen à la loupe binoculaire sur des échantillons frais, montre qu'il s'agit plutôt de replis cuticulaires plus chitinisés. Ils sont de couleur brune, alors que le reste de la pointe du rostre est blanchâtre et formée de cuticule beaucoup plus fine et plus souple.

B - LES ORGANES PHARYNGIENS

Des organes épi- et hypopharyngiens, ont été décrits à l'intérieur du canal alimentaire chez de nombreux Insectes. MOULINS (1968), effectue une revue bibliographique de cette question, et étudie l'ultrastructure de l'organe hypopharyngien de *Blabera craniifer*. Ces organes sont difficiles à classer dans les catégories morphologiques habituellement utilisées chez les Arthropodes. La plupart des auteurs, pensent, en se référant à des expériences de comportement, qu'il s'agit de chimiorécepteurs de contact, mais, à notre connaissance, aucune étude électrophysiologique n'a encore été réalisée.

1 - Localisation

a) - Organe épipharyngien

Ces récepteurs sont signalés par KRAUSS dès 1957. Une étude histologique a été faite récemment par GONDE (1972) ; les deux photos de coupes (A & B, fig.16) empruntées à son travail, permettent de les situer. L'aire sensorielle épipharyngienne, constitue la voûte du canal alimentaire ; pour notre étude de morphologie au microscope électronique à balayage, une

dissection (1) préalable est nécessaire.

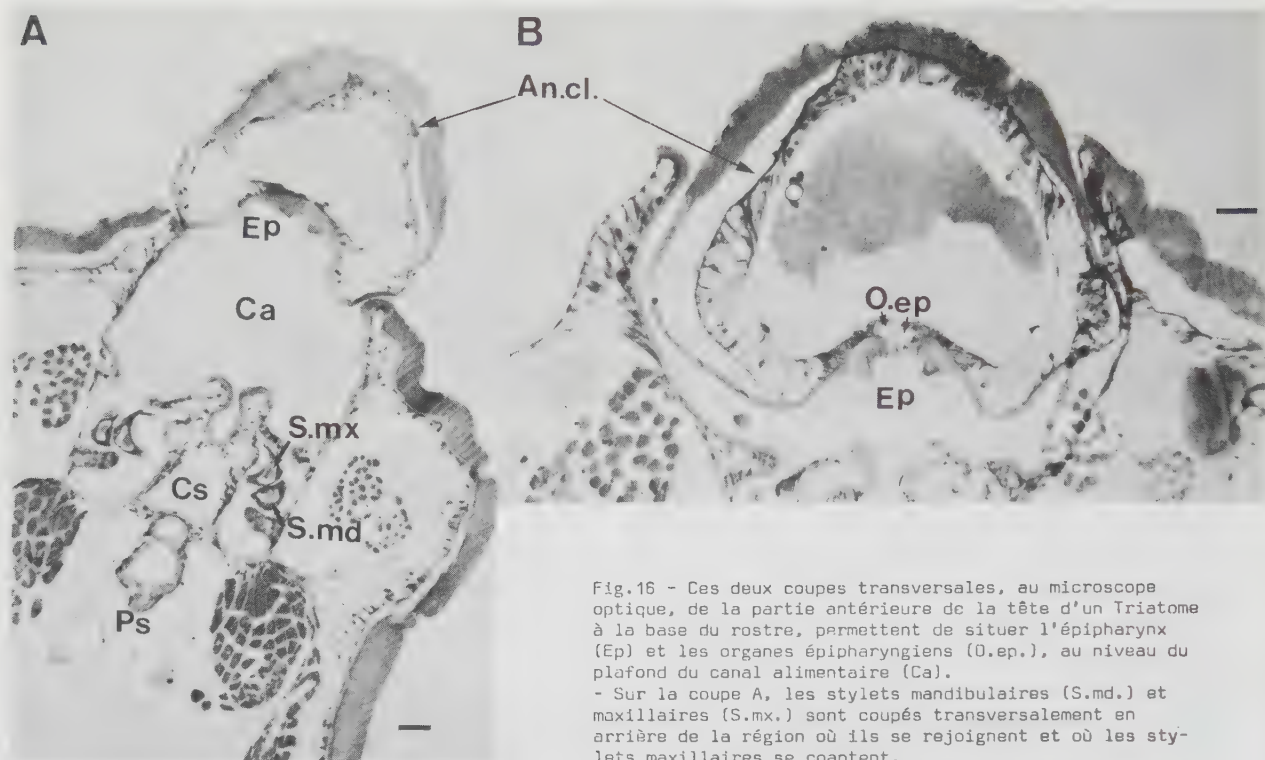


Fig.16 - Ces deux coupes transversales, au microscope optique, de la partie antérieure de la tête d'un Triatome à la base du rostre, permettent de situer l'épipharynx (Ep) et les organes épipharyngiens (O.ep.), au niveau du plafond du canal alimentaire (Ca).

- Sur la coupe A, les stylets mandibulaires (S.md.) et maxillaires (S.mx.) sont coupés transversalement en arrière de la région où ils se rejoignent et où les stylets maxillaires se coaptent.

- La coupe B, un peu plus postérieure, passe par deux organes épipharyngiens.

An.cl. : anteclypeus ; Ca. : canal alimentaire ; Cs. : canal salivaire ; Ep : épipharynx ; O.ep. : organe épipharyngien ; Ps : pompe salivaire ; S.md : stylet mandibulaire ; S.mx : stylet maxillaire.

Les organes épipharyngiens sont au nombre de onze, ils occupent une aire qui mesure 80μ de long sur 20μ de large environ, et qui correspond à la partie antérieure de l'épipharynx (pl.IX, A & B).

Chaque organe a l'aspect d'une pustule de $1,2\mu$ de large sur $1,5\mu$ de long, avec une crête longitudinale creusée d'une fente (photo E). C'est au niveau de cette fente, que débouchent vraisemblablement les canalicules des éléments sensoriels.

(1) Pour prélever l'épipharynx, nous passons une lame de rasoir sous la petite languette triangulaire que constitue le labre et nous sectionnons tangentielle-ment un lambeau de cuticule de la région clypéale. Ce prélèvement observé par la face interne, est représenté planche IX, photo A.

Une coupe tangentielle de la surface de l'épipharynx, nous permet de mettre en évidence, des cavités d'un diamètre de $4,5\mu$ environ, creusées dans la cuticule (photo C). C'est à ce niveau que sont logées les cellules sensorielles et leurs cellules annexes.

b) - Organe hypopharyngien

Au même niveau, mais sur le plancher du canal alimentaire, nous avons retrouvé les deux organes signalés par GONDE (1972).

2 - Innervation

Les trajets nerveux ne sont pas connus avec certitude ; KRAUS (1957), pense que les organes pharyngiens sont en relation avec le tritocerebron par l'intermédiaire du nerf frontal.

C - LES RECEPTEURS ABDOMINAUX

Chez *Rhodnius*, deux neurones avec de nombreuses terminaisons dendritiques, sont localisés de chaque côté, dans la région tergale entre les muscles intersegmentaires 6 et 7 (ANWYL, 1972). Leurs dendrites se prolongent dans différentes directions cotoyant ainsi en particulier, les branches du nerf moteur tergal qui innerve les muscles dorsaux.

Le fait qu'un neurone soit associé à huit muscles, est inhabituel. Chez les autres espèces d'Insectes, il existe une paire de récepteurs pour chaque segment abdominal. Chez les *Triatominae*, les muscles abdominaux passent par des périodes de croissance et d'involution à chaque stade larvaire. Au moment du repas, les muscles sont dégénérés, les parois abdominales sont donc fortement distendues chez l'Insecte gorgé ; ces deux récepteurs à l'étirement sont vraisemblablement activés au cours de cette phase du comportement alimentaire.

TROISIÈME PARTIE

ÉTUDE ÉLECTROPHYSIOLOGIQUE DES RÉCEPTEURS

Nous avons examiné et classé, en utilisant des bases morphologiques, les différentes sensilles antennaires. Puis, nous avons fourni les données anatomiques et ultrastructurales, qui nous ont paru indispensables pour la compréhension de l'organisation des pièces buccales spécialisées des Hémiptères hématophages.

Pour l'étude électrophysiologique des différents récepteurs, nous commençons par rechercher les fonctions des différentes cellules sensorielles innervant les sensilles antennaires (chapitre I). Nous examinons immédiatement après, quelles sont les explications que nous pouvons proposer, pour interpréter les variations observées dans la forme et l'amplitude du potentiel de récepteur et des influx (chapitre II). De même, ce n'est qu'après avoir étudié la fonction des récepteurs des stylets (chapitre III), que nous traitons le problème posé par la transmission de l'information dans la dendrite longue des neurones de ces organes (chapitre V). Deux questions relatives à la physiologie générale des neurones sensoriels, se trouvent ainsi traitées séparément. Nous avons choisi cette présentation, en raison des différences importantes dans les techniques utilisées pour aborder chacun des problèmes.

CHAPITRE I.

FONCTION DES RECEPTEURS DES SENSILLES ANTENNAIRES

Les huit types de sensilles de l'antenne, définis par leurs critères morphologiques, ont été testés par électrophysiologie.

Nous distinguons des mécanorécepteurs, des chimiorécepteurs et nous classons à part et étudions plus spécialement les sensilles coeloconiques qui présentent des neurones sensibles aux variations de température et d'humidité.

A - LES MECANORECEPTEURS

1 - Type As, Ap, Af :

Ces *sensilla chaetica* trapues, cannelées et barbelées à l'extrémité, sont articulées à leur base. Elles sont bien représentées sur tous les articles, mais leur forme se modifie légèrement et leur taille augmente de la base à l'extrémité de l'antenne.

Leur réponse est du type phasique et provient d'une seule unité. Pour un déplacement rapide, dans n'importe quel sens, nous obtenons une salve d'influx uniquement pendant le mouvement.

Sur la figure 17, nous pouvons constater que l'amplitude du potentiel de récepteur et la fréquence des influx, sont fonction du déplacement qui, dans le cas présenté, a été effectué manuellement par l'intermédiaire d'un micromanipulateur de Fontbrune.

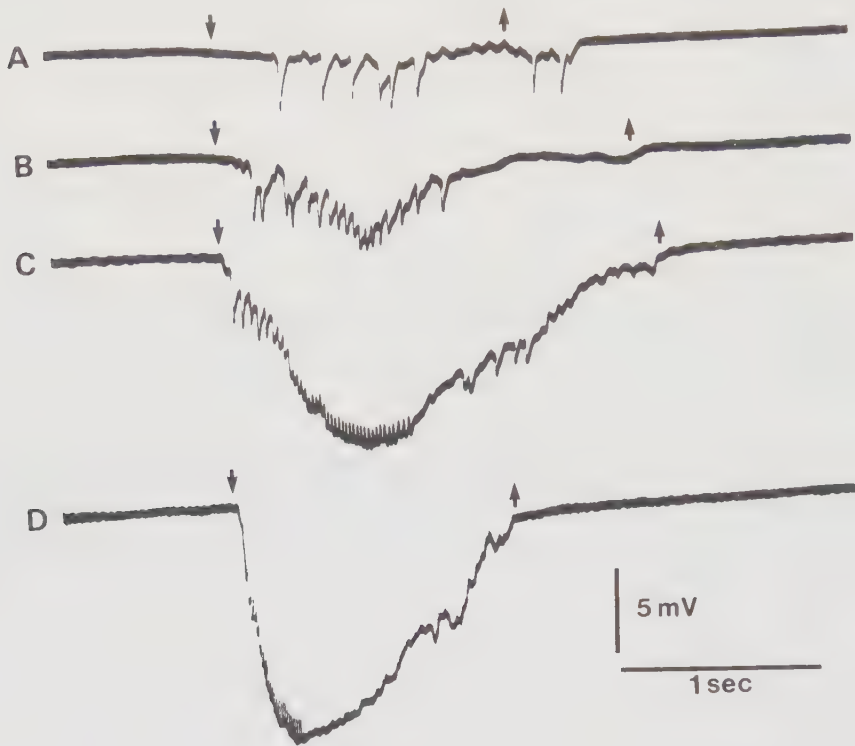


Fig. 17 - La grande sensille mécanoréceptrice de type Af est déplacée rapidement manuellement par l'intermédiaire d'un micromanipulateur. Le maximum de l'amplitude du potentiel de récepteur est atteint pendant le déplacement. Lorsque la soie est maintenue déplacée, le potentiel lent regagne presque son niveau d'équilibre. Il n'y a pas de seconde réponse lorsque la soie est relâchée, sauf pour les très faibles déplacements. De A à D les déplacements sont de plus en plus amples. Noter la diminution de la seconde phase négative et l'augmentation d'amplitude de la première phase des influx (voir chapitre II).

Lorsque la sensille est maintenue écartée de sa position de repos, la cellule mécanoréceptrice n'émet plus d'influx. L'amplitude du potentiel de récepteur diminue et nous retrouvons presque, le niveau de base. Quand la soie libérée revient seule à sa position d'équilibre, il n'y a pas d'émission d'influx, sauf

pour les très faibles déplacements, où le récepteur avait été très peu dépolarisé. Ces résultats sont obtenus classiquement sur la plupart des récepteurs d'insectes qualifiés de mécanorécepteurs phasiques (1).

2 - Type Bp :

Ces soies longues et fines, sont articulées au centre d'une petite cuvette, elles vibrent au moindre courant d'air.

Lors de l'étude électrophysiologique, si l'électrode implantée à la base, bloque la soie en la déplaçant légèrement de sa position d'équilibre, nous enregistrons un rythme régulier qu'il est possible d'accélérer ou de ralentir en effectuant de légers déplacements de l'électrode, ou plus simplement, en appuyant, même très légèrement, sur la table qui supporte la préparation. Nous avons là, un mécanorécepteur phasicotonique qui, non seulement est excité pendant le mouvement (phasique), mais aussi tant qu'il est maintenu déplacé (tonique). Dans quelques cas, il a été possible d'insérer l'électrode sur les bords de la cuvette et ainsi de ne pas bloquer la soie. En air très calme, nous n'avons aucune activité ; mais un simple mouvement de l'expérimentateur dans la salle, produisant un déplacement d'air, fait vibrer la soie et déclenche une salve d'influx.

L'activité de ces récepteurs s'enregistre à distance : il suffit d'insérer une électrode en n'importe quel point du pédicelle, pour les enregistrer ; l'amplitude dans ce cas n'est pas élevée mais, lorsque l'activité électrique amplifiée est dérivée sur un haut parleur, leur activité au moindre souffle d'air, est distinctement perçue (figure 18).

(1) On note que les influx présentent une seconde phase prédominante lors de faibles stimulations. Pour des déplacements plus importants de la sensille, le potentiel de récepteur augmente, la dendrite étant fortement dépolarisée, la seconde phase des influx en disparaissant, démasque la première. L'amplitude de cette première phase augmente pour plusieurs raisons et en particulier à cause de la diminution de résistance de la dendrite. Ces modifications de l'amplitude des diverses phases, se retrouvent sur plusieurs figures dans cette partie. Elles font l'objet d'une étude plus détaillée au chapitre suivant : (II - physiologie générale des récepteurs).

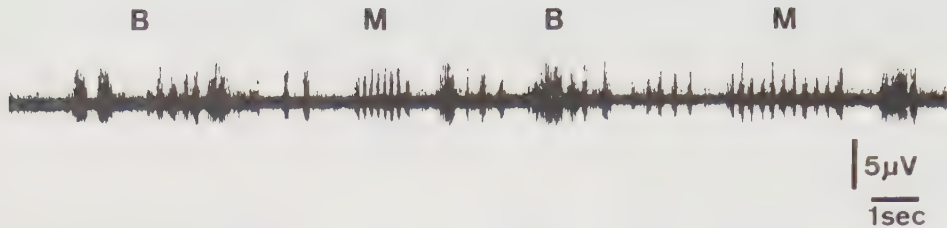


Fig. 18 - Deux électrodes implantées profondément à chaque extrémité du pédicelle, permettent de dériver (à forte amplification en courant alternatif), l'activité des sensilles tactiles de type (Bp). Ces sensilles sont activées soit par des déplacements d'air produits en soufflant à la bouche (B), soit en agitant plusieurs fois la main à quelques centimètres de la préparation (M).

3 - Type C, Cart :

L'activité de ces *sensilla trichoïdea*, articulées, de petite taille, que l'on rencontre en petit nombre sur tous les articles, est difficile à enregistrer en piquant une microélectrode à leur base, car elles sont très fragiles. Sur des animaux jeunes, nous obtenons une activité en les coiffant avec une micropipette, ce qui n'indique d'ailleurs pas qu'il y ait un pore à l'extrémité, ou des pores dans les parois. Un contact électrique s'établit à travers la cuticule, en opérant peu de temps après la mue. En les déplaçant avec la microélectrode, nous obtenons une accélération phasicotonique du rythme de base. Les petites *sensilla trichoïdea* se retrouvent au niveau des articulations chez de nombreux Insectes. Du fait de leur position, il est difficile de les enregistrer. Les quelques enregistrements obtenus, montrent qu'il s'agit de mécanorécepteurs phasicotoniques.

4 - Type G :

Les *sensilla campaniformia* n'ont pas de processus externe. Une microélectrode insérée au niveau du bord interne de l'anneau de cuticule, permet d'enregistrer l'activité d'une seule cellule. Quelques influx monophasiques négatifs sont émis lorsque nous augmentons ou relâchons légèrement la pression de l'électrode.

Si une telle préparation est soumise à de faibles mais rapides variations de la température (2 à 4°C), en remplaçant par exemple un courant d'air à la température de la pièce, par un courant d'air plus froid ou plus chaud, nous obtenons comme le montre la figure 19, une dépolarisation et une augmentation du rythme des influx lors d'un refroidissement. Nous observons des réponses semblables avec de l'air sec ou humide.

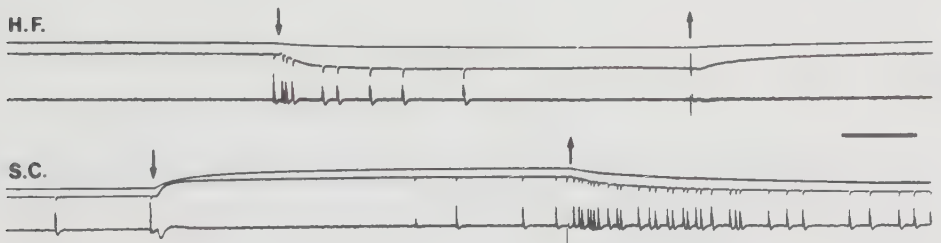


Fig. 19 - Sensille de type Gf. Enregistrement au niveau d'une sensille campaniforme type Gf. Les tracés indiquent:

- ligne du haut: les variations de température,
- ligne du milieu: le potentiel de récepteur et les influx monophasiques négatifs,
- ligne du bas: les influx après filtrage et amplification en alternatif.

Une seule unité est active, elle s'active comme cela est classique, lors de faibles déformations mécaniques. Ici nous soumettons la préparation à un courant d'air plus humide et plus froid que celui de la pièce (H.F.) (-3°C), ou plus sec et plus chaud (S.C.) (+9°C). Nous obtenons lors d'un refroidissement du mécanorécepteur, des influx greffés sur un potentiel générateur négatif. Température de la salle: 21,4°C, H.R.: 37%.

Lors de l'approche du doigt à quelques millimètres, nous obtenons une légère hyperpolarisation et une dépolarisation lors de son retrait, mais pas d'émission d'influx.

B - LES CHIMIORECEPTEURS

Deux types de sensilles : F et E, possèdent des chimiorécepteurs.
 Pour le troisième type : D, nous n'avons pas de preuves directes.
 Nous allons d'abord étudier le type F car il présente des conditions plus favorables pour les enregistrements électrophysiologiques.

1 - Type Ff :

La longueur de ces sensilles est variable, de 6 à 10 μ . Au microscope électronique, nous avons observé dans certains cas favorables, des sillons longitudinaux sur les deux tiers distaux de leur longueur.
 Nous allons, en nous basant sur des critères électrophysiologiques, distinguer deux catégories suivant que nous n'obtenons pas de réponse avec de l'air humide (type Ff1), ou que nous en observons une (type Ff2, présence d'une cellule hygroréceptrice).

a) - Type Ff1 :

Ce récepteur est activé lors de l'approche du doigt, cependant, il ne réagit ni aux variations d'humidité, ni aux variations de température. Il possède au moins quatre unités qui s'activent avec l'odeur de la sueur (fig.20).

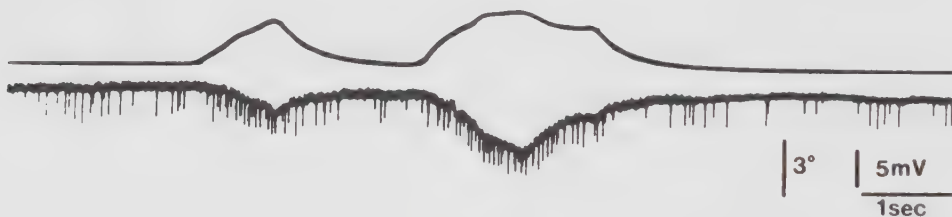


Fig. 20 - Récepteur du type Ff1. A l'approche du doigt, plusieurs unités sont activées, le tracé supérieur obtenu avec une thermistance, indique le moment de la stimulation, mais ce type de sensille ne possède ni thermo-, ni hygrorécepteurs. Température de la pièce: 22,5°C, H.R. : 57%.

Pour une étude plus approfondie, nous allons le stimuler en utilisant un jet d'air chargé de vapeurs de substances chimiques ; mais de l'air prélevé dans la pièce produit à lui seul une réponse, nous allons donc examiner en premier les effets de l'air en mouvement, nous retrouverons cette action de l'air sur d'autres récepteurs.

- *Action d'un courant d'air :*

- Lorsque la sensille n'est pas ventilée, nous enregistrons le rythme de base, avec au moins quatre unités actives. Leurs potentiels sont en général monophasiques négatifs ou légèrement diphasiques.

- Lorsque la préparation est soumise à un courant d'air humide ou sec et à la température de la salle, nous observons une hyperpolarisation et un arrêt de l'activité des différentes unités (fig. 21). Le rythme de base

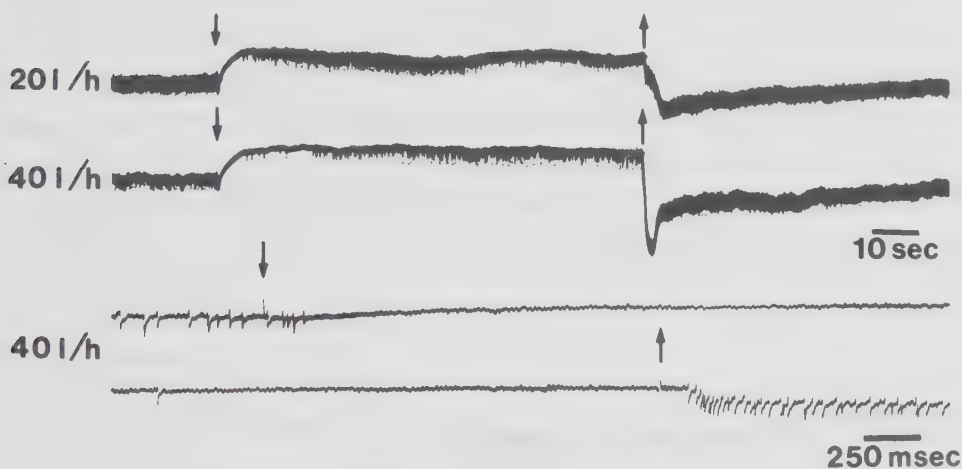


Fig. 21 - Sensille de type Ff1. Influence du débit de l'air sur le rythme de base.

- Sur la première ligne, entre les flèches, la préparation est soumise à un courant d'air humide saturé, à la température de la salle 23,5°C (débit: 20 litres/heure, vitesse de l'air: 60 cm/seconde).

- Pour les deux enregistrements suivants, la vitesse de l'air est de 120cm/sec., soit un débit de 40 litres/heure. (le dernier enregistrement a été filmé à une vitesse plus élevée).

Nous observons nettement une hyperpolarisation et un arrêt transitoire du rythme de toutes les unités. L'activité reprend progressivement, mais se maintient à un niveau plus faible qu'en l'absence d'air en mouvement. A l'arrêt de la soufflerie, nous obtenons une dépolarisation et une augmentation transitoire du rythme de base.

reprend progressivement : quelques influx isolés apparaissent pendant les premières secondes, puis le rythme s'établit peu à peu à un niveau stable mais plus faible que le rythme de base (au bout d'une dizaine de secondes si le débit est réduit, vitesse de l'air à 60cm/sec. ; au bout d'une vingtaine de secondes si la vitesse est plus importante : 120cm/sec.).

Nous notons une hyperpolarisation qui s'établit peu à peu, atteint 7mV environ, cette hyperpolarisation diminue légèrement lorsque les influx réapparaissent, mais nous ne retrouvons pas le niveau de base tant que le courant d'air est maintenu, même après plusieurs minutes.

- Lors de l'arrêt du courant d'air, nous observons une dépolarisation et une augmentation importante du rythme des influx.

Ces phénomènes sont d'autant plus marqués que la vitesse de l'air est élevée, mais nous atteignons un niveau maximum pour une vitesse de 80cm/sec. Cet effet n'est pas dû à une oxygénation plus importante de la sensille, car nous obtenons des résultats semblables avec de l'oxygène pur ou avec de l'azote.

- De même, si une préparation est soumise plusieurs dizaines de minutes à un courant d'air en provenance de la pièce, nous observons un rythme stable. Lorsque nous modifions le débit, en introduisant un petit objet entre la sortie d'air et l'antenne, nous obtenons une dépolarisation et une augmentation de rythme, cet effet mime une réponse olfactive. Le même effet est obtenu en interrompant pendant quelques secondes le débit de l'air, c'est ce qu'illustre l'enregistrement de la figure 22.



Fig. 22 - Récepteur du type Ff₁. Ce récepteur olfactif (type Ff₁) est soumis à un courant d'air en provenance de la salle (pompe d'aquarium, vitesse 120 cm/sec.). Lors de l'arrêt du débit d'air, entre les flèches, nous observons une variation du niveau de base dans le sens d'une dépolarisation et une augmentation du rythme des différentes unités. Température : 22°C, H.R. : 46%.

- Action des substances chimiques :

L'existence d'au moins quatre unités, les changements de la forme et de la taille des influx, compliquent l'analyse. Parmi les composés testés, nous obtenons des résultats nets et reproductibles avec les composés suivants : acide pyruvique, acide n butyrique, ammoniac et acide lactique. Pour ce dernier composé, l'acide lactique L (+) à concentrations égales, est de beaucoup plus actif que son isomère D (-), ce dernier est même le plus souvent complètement inactif (fig. 23).



Fig. 23 - Récepteur de type Ff_1 . Plusieurs unités, quatre au moins, sont activées dans les conditions de la salle. Le stimulus olfactif est constitué d'air en équilibre avec la substance chimique en solution aqueuse diluée.

Air en équilibre avec une solution aqueuse.

En A - Acide lactique D(-) au 1/1000ème. Nous obtenons une hyperpolarisation et un arrêt de l'activité des diverses unités. Il ne s'agit pas d'une réponse spécifique mais de l'effet produit par l'air en mouvement (voir figure 21).

En B - Acide lactique L(+) au 1/1000ème. Une des unités est activée.

En C - Acide pyruvique au 1/1000ème (la concentration en molécules dans l'air est estimée à $6,5 \cdot 10^{13}$ molécules/cm³). Il semble que l'unité activée soit la même que pour l'acide pyruvique.

En D - Acide n butyrique 1/1000ème (soit $6,5 \cdot 10^{12}$ molécules/cm³ d'air) une unité est activée une autre est inhibée et présente une augmentation de rythme après la fin de la stimulation.

En E - Ammoniac, 1 mole pour 10 000 moles d'eau (soit $2 \cdot 10^{13}$ molécules/cm³ d'air). Une unité ayant des caractéristiques semblables à celle activée par l'acide butyrique augmente de rythme, d'autres unités sont inhibées et s'activent lors du retour aux conditions basales.

Température de la salle: 22°; H.R. 56%.

Il nous semble que l'acide lactique L (+) et l'acide pyruvique activent le même neurone récepteur et que l'acide n butyrique et l'ammoniac agissent chacun sur une autre unité.

Les autres acides organiques testés : acide urique, acide n caproïque, acide sébacique, acide D L cystéique, agissent très peu et de façon inconstante ; le cholestérol, l'urée, la série des acides aminés et l'acétate d'isoamyle, sont inactifs.

b) - Type Ff2 :

Le rythme de base est en général plus faible que pour le type précédent, morphologiquement semblable ; les rares influx sont en général monophasiques positifs et de grande amplitude. Comme pour Ff1, plusieurs unités s'activent lorsque nous approchons le doigt (3 à 4), mais de plus, un des neurones s'active pour une augmentation de l'humidité.



Fig. 24 - Récepteur du type Ff2. Le rythme de base très faible, augmente lors d'une stimulation par de l'air humide saturé, mais de plus, la fréquence de la réponse augmente lorsque la vitesse de l'air s'accroît (les débits dans notre dispositif, sont de haut en bas : 0,5 , 1, 2 et 4 litres/minutes) ils correspondent aux vitesses de 30,60, 120, et 240 cm/sec. L'augmentation de fréquence atteint un plateau pour une vitesse de 120 cm/sec. (Noter la diminution d'amplitude de la 2ème phase et le démasquage de la 1ère, voir paragraphe suivant). Température: 22°C, H.R.:57%.

La figure 24 montre qu'avec de l'air saturé à la température de la pièce, la réponse est plus importante au fur et à mesure que nous augmentons le débit, donc la vitesse de l'air humide ; un palier est cependant atteint pour une vitesse de 260cm/sec. environ, soit 120 litres/heure de débit.

- Les cellules olfactives de cette sensille sont cependant hyperpolarisées par l'air en mouvement, c'est ce que nous pouvons observer sur la figure 25.

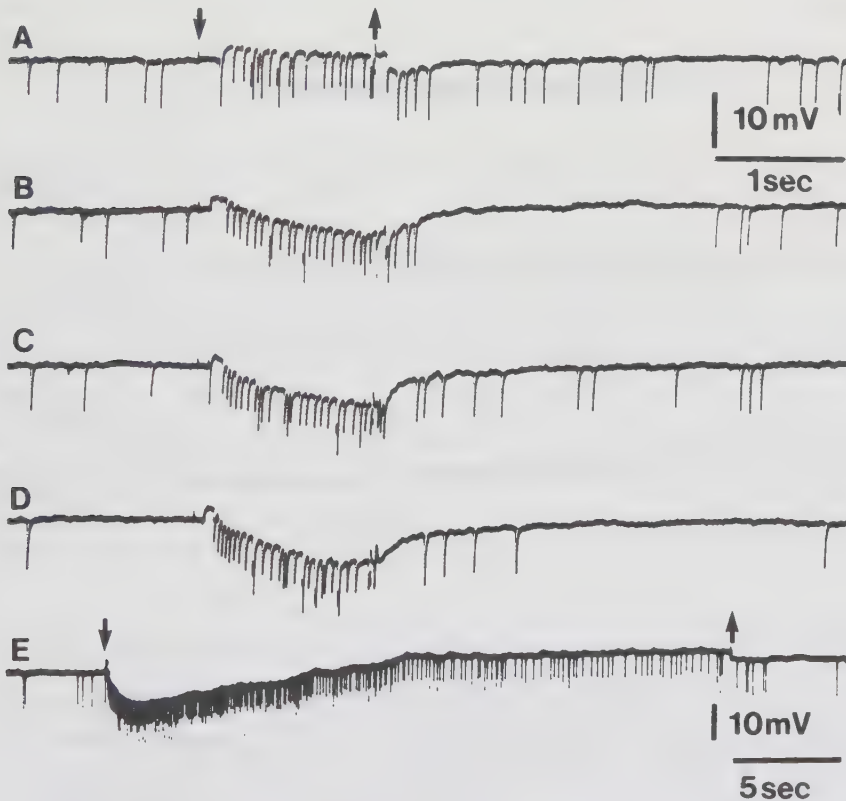


Fig. 25 - Sensille de type Ff2. Sensille du type Ff2 possédant à la fois des récepteurs olfactifs et hygrométriques. Stimulation avec de l'air saturé d'humidité à des débits croissants: A: 20 litres/heure (42 cm/sec.), B: 40 litres/heure (84 cm/sec.), C: 80 litres/heure (168 cm/sec.) et D: 160 litres/heure (336 cm/sec.), le potentiel générateur (dépolarisation vers le bas) et le rythme de l'unité hygroréceptrice, augmentent mais les récepteurs olfactifs sont hyperpolarisés par l'air en mouvement, le potentiel lent enregistré traduit la combinaison de ces deux effets. En E (filmé plus lentement): Adaptation rapide de l'unité hygroréceptrice à l'air humide saturé, débit 40 litres/heure (84 cm/sec). La composante hyperpolarisante est surtout visible au début et à la fin du tracé. Température de la pièce : 22,5°C, H.R. 35%.

En A, une augmentation de rythme se greffe sur une hyperpolarisation, ce qui semble anormal ; en fait, le potentiel générateur représente la somme des réponses en provenance des cellules olfactives qui sont hyperpolarisées, et de l'unité activée par l'humidité qui, elle, est dépolarisée et dont le rythme augmente. La réponse dépolarisante due à l'unité hygroréceptrice, augmente plus avec le débit, que le potentiel hyperpolarisant fourni par les cellules olfactives ; c'est pour cette raison que la réponse du potentiel de récepteur global enregistré, est dans le sens négatif. Le tracé E de la figure 25 montre que cet hygrorécepteur s'adapte rapidement.



Fig. 26 - Sensille du type Ff2 . L'activité de base est très faible dans les conditions d'adaptation à l'air de la pièce 23°C et 56% d'H.R.

En A - Stimulation par de l'air saturé à 100% pratiquement à la température de la pièce (23°C), le débit de l'air est de 120 litres/heure. Le tracé inférieur indique la température au niveau de la préparation (thermistance). Sur cette préparation, seuls les influx en provenance de la cellule hygroréceptrice, sont nettement visibles.

En B - Nous stimulons la préparation avec de l'air au même débit, mais sa température a été élevée de 4°C environ par une petite résistance chauffante, son humidité relative est passée de 100% à 77%. Le rythme de l'unité est beaucoup plus faible (8 influx par seconde au lieu de 23).

En C - Un contrôle effectué 3 minutes plus tard dans les conditions de A. Température de la pièce : 23°C, H.R. : 56%.

- La réponse de l'unité hygroréceptrice pour de l'air humide, est fortement diminuée si cet air est à une température supérieure à celle de la pièce ; c'est ce que nous illustrons dans la figure 26.

En B, une petite résistance chauffante, permet d'élever la température de l'air de 4°C, ce qui a d'ailleurs pour effet, tout en modifiant peu l'humidité absolue, de diminuer l'humidité relative : de l'air saturé 100% à 23°C, n'a plus qu'une humidité relative de 77% lorsqu'il est chauffé à 27°C.

Nous pensons que cette réponse plus faible, est due à la fois à une réduction de l'écart avec l'humidité de la pièce 56% (pour laquelle la préparation est complètement adaptée) et à un effet de la température.

Nous retrouverons ces problèmes en étudiant les récepteurs à l'humidité des sensilles coeloconiques.

2 - Type Ep, Ef :

Ces deux types de sensilles à parois minces avec de nombreux pores, sont morphologiquement très semblables ; mais, ceux qui sont sur le premier article du fouet et sur la face inférieure du pédicelle, n'apparaissent que chez l'adulte.

Ils possèdent de nombreuses cellules sensorielles à leur base ; WIGGLESWORTH & GILLET (1934) en dénombrent une quinzaine, sur des sensilles homologues du *Rhodnius*. Sur nos coupes, nous comptons plus de 80 ramifications dendritiques.

S'il est relativement facile d'introduire une microélectrode au travers de la paroi mince de ces sensilles, il est impossible de dénombrer les unités qui répondent ; déjà sans stimulation, le rythme de base est important. Pour certaines sensilles, il est difficile de conclure à un effet des produits testés. Cependant, la plupart d'entre elles, répondent aux stimulations olfactives complexes : odeur des congénères, approche du doigt, et à un grand nombre de produits testés (acides pyruvique, lactique+ et - ; acétate d'amylo). Plusieurs unités répondent en même temps, pour un même produit. La figure 27 montre les résultats obtenus avec l'acide pyruvique à diverses concentrations. Ces sensilles ne répondent, ni aux variations de température, ni aux variations d'humidité.

Notons que, comme les types F et D, ces sensilles sont hyperpolarisées et leur rythme de base est ralenti lors d'une ventilation.

Les sensilles de ce type, avec de nombreuses unités, ne présentent pas des conditions favorables pour une étude électrophysiologique approfondie.

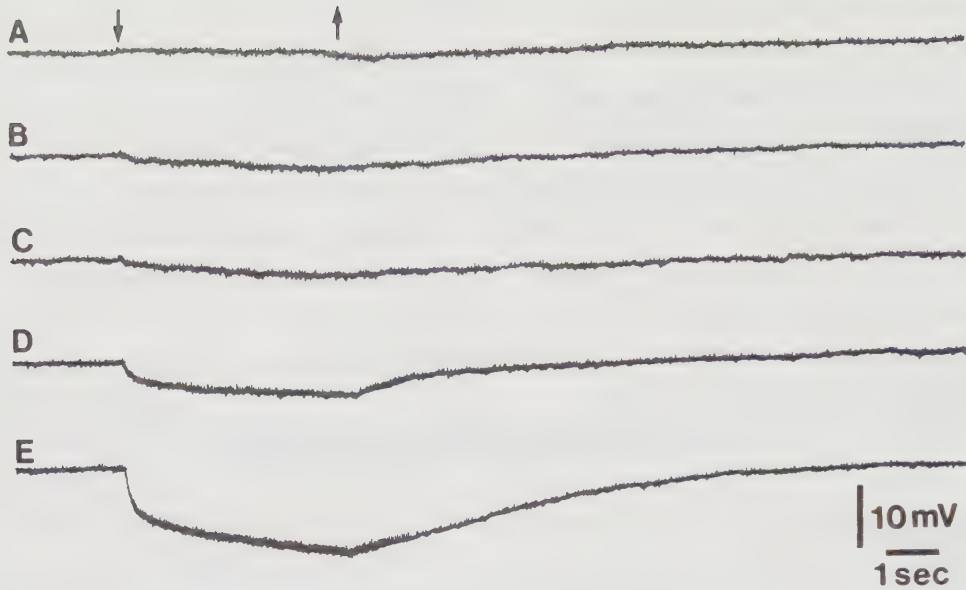


Fig. 27 - Récepteur du type EF. Ce récepteur (type Ef) à pores nombreux présente en général une activité importante en provenance de nombreuses unités, l'amplitude des influx est faible. En A avec de l'air humide saturé (vitesse 20 cm/sec.), nous obtenons une légère hyperpolarisation. Pour des stimulations avec de l'air en équilibre pour une solution aqueuse d'acide pyruvique au 1/10 000 en B, au 1/1000 en C, au 1/100 en D et au 1/10 en E, nous obtenons des potentiels de récepteur de plus en plus amples. Le nombre des molécules d'acide pyruvique présentes par centimètre cube d'air, a été estimé par le calcul. en A:0, en B: $6,5.10^{11}$, en C: $6,5.10^{12}$, en D: $6,5.10^{13}$ et en E: $6,5.10^{14}$ mol/cm³.

3 - Type D :

Du fait de leur présence en grand nombre sur les articles du fouet, WIGGLESWORTH & GILLET, suggéraient qu'il s'agissait de thermorécepteurs. L'électrophysiologie de ces *sensilla trichoïdea* à parois épaisses, ne permet pas de confirmer cette hypothèse.

A l'enregistrement, nous observons des influx émis à intervalles irréguliers. Il est difficile de parler d'un rythme; il faut compter en moyenne de 1 à 12 influx par seconde, suivant les préparations.

Selon les récepteurs, de un à quatre neurones, sont actifs. Ces récepteurs ne sont pas activés, lors de l'approche du doigt.

Lors d'un chauffage plus important, à l'aide d'une petite résistance, ou en focalisant le faisceau d'une lampe à dissection, nous obtenons cependant une

hyperpolarisation et un ralentissement du rythme, qui s'arrête même pendant quelques secondes si le rythme de base était bas au départ. Nous obtenons une accélération lors du retour aux conditions ambiantes (fig.28, 3è tracé).

En stimulant la préparation avec des mélanges d'odeurs provenant, soit de Mammifères, soit d'autres Triatomas (mâles et femelles, ou larves), nous n'avons pas réussi à modifier le rythme d'une façon nette.

La seule manière que nous ayons trouvée, pour modifier le rythme des récepteurs de cette sensille, a été de les soumettre à un jet d'air. Plus la vitesse est élevée, plus le ralentissement obtenu est net, il se produit en général une légère hyperpolarisation (fig.28, 1er tracé).

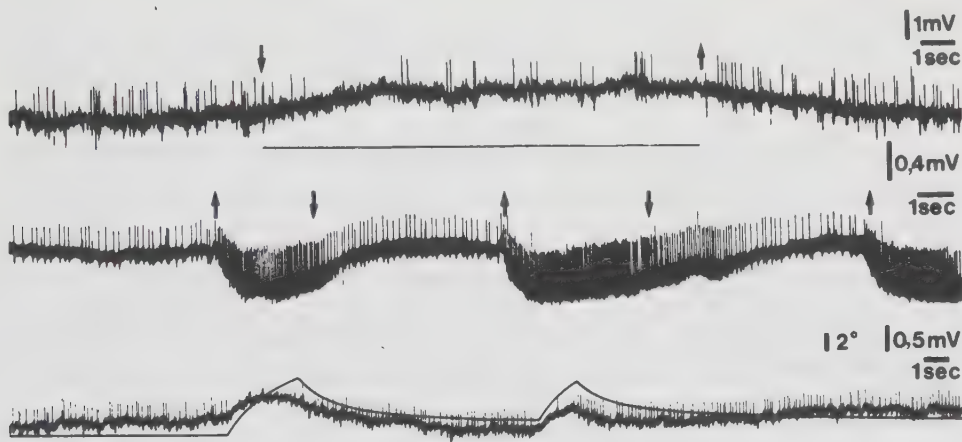


Fig.28 - Les sensilles de type Df sont caractérisées par une activité de base irrégulière.

1er tracé - Entre les flèches, la préparation est soumise à un courant d'air en provenance de la pièce (pompe d'aquarium), la vitesse de l'air est d'environ 100 cm/sec. Nous obtenons une hyperpolarisation et un ralentissement du rythme.

2ème tracé - Un autre récepteur du même type est soumis à un jet d'air identique, lequel est interrompu (entre les flèches). Nous observons un "potentiel de récepteur" (microélectrode négative) à chaque arrêt de l'air.

3ème tracé - Des changements de température de plusieurs degrés (6°C et 4°C), ralentissent un peu le rythme. Pour des stimulations inférieures à 2°C, les changements sont insensibles. De telles modifications s'observent aussi avec des récepteurs de divers types, elles sont insuffisantes pour considérer que ces sensilles possèdent des thermorécepteurs. La ligne continue indique les variations de la température (thermistance).

Les résultats sont qualitativement semblables avec de l'air sec ou humide, et de l'air froid ou chaud. On pourrait penser que le ralentissement se produit quand le récepteur se trouve dans un air plus pur que celui de la pièce polluée par diverses odeurs, dont celle de l'homme. Il n'en n'est rien ; l'arrêt est obtenu avec de l'air purifié, mais aussi avec de l'air expiré donc chargé d'odeurs, d'humidité et de gaz carbonique, de même qu'avec de l'air ayant passé dans un récipient contenant un petit Mammifère ou renfermant de nombreux Triatomes des deux sexes et leurs excréments.

L'arrêt persiste si le débit est élevé (3 litres/minute), seuls quelques influx échappent de temps en temps. Pour des débits plus faibles, après un arrêt de quelques secondes, le rythme de base reprend pendant la soufflerie sur un rythme plus lent.

A l'arrêt du courant d'air, nous avons une accélération nette (fig.28, 2è tracé); cette accélération est un peu plus importante lorsque nous avons utilisé de l'air chaud.

Nous classons provisoirement ce type de sensilles dans les chimiorécepteurs, à cause de la présence de pores et du fait du ralentissement. Sa fonction ne pourra être établie avec certitude, que lorsque l'on aura mis en évidence le composé, ou le groupe de substances, produisant une modification du rythme à de faibles concentrations.

C - LES RECEPTEURS DES SENSILLES COELOCONIQUES.

1 - Fonction des trois récepteurs. Identification d'après la forme et la taille des influx.

Les influx diffèrent en amplitude et en forme.

- L'une de ces unités, avec une phase monophasique positive de grande taille, a un rythme d'influx qui est accéléré lors d'une augmentation de l'humidité relative de l'air.
- La seconde unité, diphasique, mais avec une première phase positive presque aussi ample que celle de l'unité précédente, a un rythme qui est élevé en air sec, il est plus lent et il est même transitoirement stoppé en air plus humide.

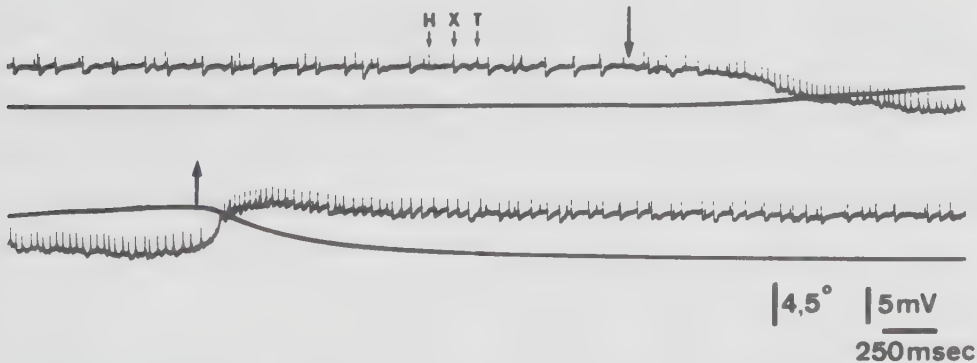


Fig. 29 - Sensille coeloconique, type Hf. Trois unités sont actives dans les conditions de température et d'humidité de la salle (22,2°C et 45% d'H.R.). En approchant le doigt (flèche vers le bas), nous augmentons la température et l'humidité de l'air (le tracé continu correspond à l'enregistrement de la température à l'aide d'une thermistance). Le rythme de l'unité monophasique de grande amplitude, augmente et passe de 4 influx par seconde à 40 par seconde, son activité cesse complètement lors du retour aux conditions de la salle. L'activité de l'unité diphasique (X) est bloquée pendant l'approche du doigt, elle s'accroît au contraire lors du retour aux conditions normales. L'unité monophasique de petite amplitude (T) avait un rythme de 5 influx par seconde avant la stimulation, ce rythme est stoppé durant l'approche du doigt, puis il double transitoirement après l'arrêt de la stimulation.

- La troisième unité enfin est monophasique positive, son amplitude est deux fois plus faible que celle des deux autres unités, elle a une activité qui est augmentée lors d'un refroidissement et ralentie lors d'un réchauffement. En première analyse, on distingue donc : une cellule hygroréceptrice qui réagit à l'humidité, une cellule xéroréceptrice qui réagit à la sécheresse, et un récepteur thermique dont le rythme est accéléré au froid. De telles observations qualitatives, peuvent être faites à partir d'enregistrements tels que celui de la figure 29. En approchant le doigt de la préparation, le rythme de l'unité hygroréceptrice augmente, alors que l'activité des deux autres unités est stoppée. Par contre, en éloignant le doigt, nous déclenchons une augmentation transitoire du rythme de l'unité xéroréceptrice et de celui du thermorécepteur du froid.

2 - Stimulation par de l'air saturé d'eau, à différentes températures

Le physiologiste en général, s'efforce de contrôler tous les paramètres d'un stimulus, et d'en faire varier un seul à la fois, en maintenant les autres constants.

Pour l'air humide, un problème se pose : la teneur maximale en eau, n'est pas la même aux différentes températures ; ainsi, l'air saturé d'humidité contient 9,3 grammes d'eau par mètre cube à 10°C, 17g/m³ à 20°C et 30g/m³ à 30°C. Donc, l'air utilisé aux différentes températures, aura bien la même humidité relative de 100%, mais n'aura pas la même humidité absolue.

Les tracés de la figure 30 ont été pris dans une série expérimentale dans laquelle la préparation adaptée à 21°C et 38% d'H.R., est stimulée pendant 5 secondes toutes les 10 minutes, par de l'air saturé d'humidité (100%), mais dont la température est modifiée par paliers de 2 degrés de 12 à 34°C ; la vitesse de l'air est de 200cm/sec.

a) - L'unité hygroréceptrice

Son rythme de base est de 3,5 influx/seconde. Cette unité présente une nette augmentation d'activité, que nous pouvons traduire par des courbes

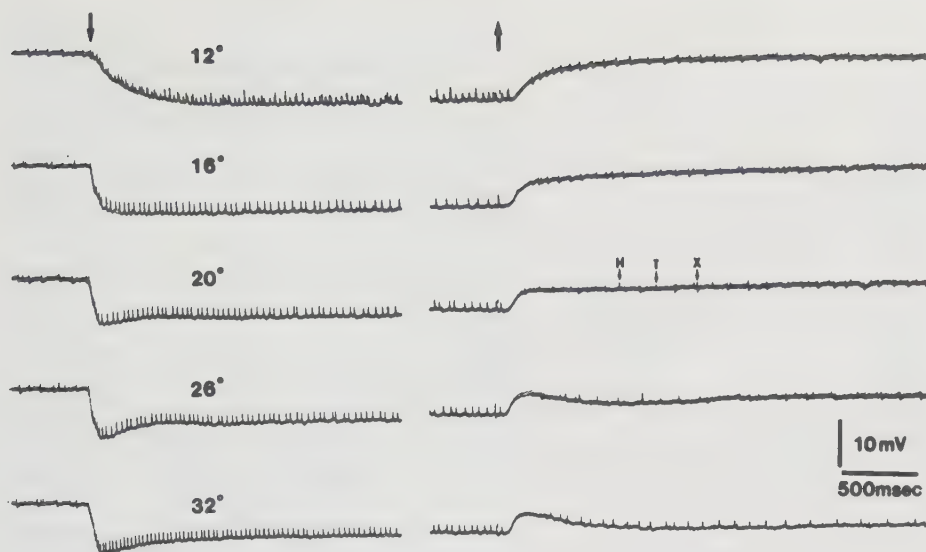


Fig. 30 - Sensille coeloconique : stimulations par de l'air humide saturé 100%, à diverses températures. La préparation entre les stimulations, s'adapte au moins 10 minutes aux conditions de la pièce (21°C et 38% d'H.R.). Chaque stimulation dure 5 secondes. Le rythme de l'unité monophasique de grande amplitude (H), s'accroît à toutes les températures, il s'agit d'un récepteur activé par une augmentation d'humidité. L'unité monophasique de faible amplitude (T), n'est pas activée pendant la stimulation, que pour des températures inférieures à celles de la salle (12°C, 16°C et 20°C). Dans les autres cas, elle apparaît uniquement après la stimulation. Elle peut être considérée comme une cellule thermoréceptrice réagissant à une baisse de température. L'unité diphasique n'émet pas d'influx pendant ces courtes stimulations par de l'air saturé, elle s'active après, lors du retour aux conditions ambiantes; pour des températures élevées, sa reprise d'activité est retardée du fait de la condensation. Elle correspond à une cellule xéroréceptrice ou réceptrice du sec. L'amplitude de la phase positive (vers le haut) des influx, est maximale lors d'une stimulation intense, ce qui correspond à une grande amplitude du potentiel de récepteur de l'unité considérée; ainsi, les influx de l'unité thermoréceptrice (T), sont plus amples à 12°C qu'à 16°C (voir 3ème partie, chapitre II).

par exemple figure 31A, en comptant globalement le nombre d'influx par seconde. Il est bien sûr possible d'exprimer ces résultats de façons différentes. Ainsi, en établissant la fréquence instantanée, nous avons fait la courbe (fig. 31, B) pour 22°C et 100% d'humidité relative. Ou encore, en indiquant au bout de quel temps apparaît le 5è, le 10è, le 15è ou le nème influx (fig. 32).

Il serait encore possible de déterminer la fréquence à partir de 5 influx, ou encore par tranches de temps de 100, 200 ou 500 millisecondes.

Nous ne connaissons pas la vitesse avec laquelle les récepteurs passent d'une humidité à une autre, lorsque l'insecte se déplace en effectuant des mouvements de sémaphore avec ses antennes. De toutes façons, nous ne savons pas quels sont les éléments pris en compte au niveau du système nerveux central.

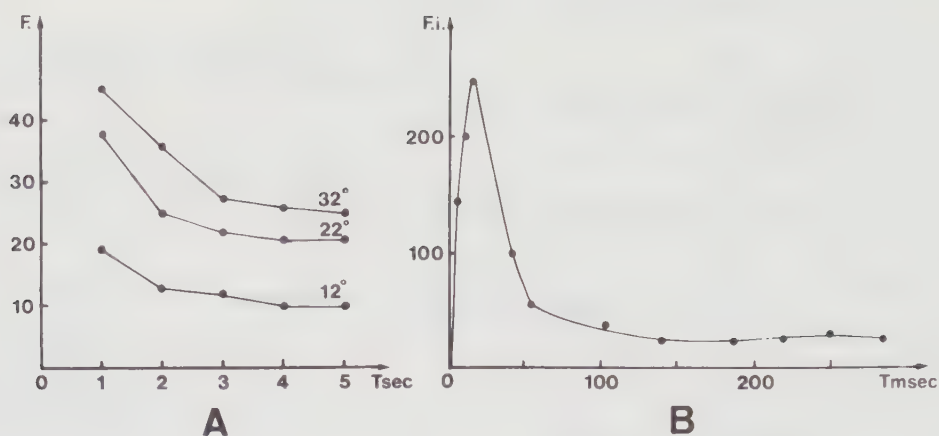


Fig. 31 - Courbes de réponse de l'unité hygroreceptive d'une sensille coeloconique, mode d'expression des résultats.

En A - La préparation est stimulée pendant 5 secondes avec de l'air saturé d'humidité (H.R. = 100%) à diverses températures. Nous exprimons la réponse en comptant le nombre total d'influx par seconde.

En B - Pour une de ces courbes (celle à 22°C), nous calculons la fréquence instantanée de chaque influx. L'échelle des temps est en millisecondes.

Quelle que soit la méthode utilisée pour l'exprimer sur courbes, le passage d'une humidité relative de 38% à 100%, se traduit dans nos résultats, par une accélération du rythme de type phasicotonique. L'accélération est très importante pendant la phase de descente du potentiel générateur : la fréquence instantanée calculée des premiers influx, peut atteindre des valeurs de 250 influx par seconde ; au bout de cinq secondes, cette fréquence n'a plus qu'un rythme tonique de l'ordre de 25 à 30 influx par seconde.

Cette réponse de l'unité hygroreceptive, est influencée par la température. Les courbes de la figure 31, montrent l'évolution du nombre des influx comptés pendant la première seconde ou la moyenne des influx par seconde, pour les 3^e, 4^e et 5^e seconde. Le nombre de grammes d'eau à saturation, augmente en fonction de la température, mais la courbe de l'humidité absolue, exprimée en nombre de grammes d'eau par mètre cube en fonction de la température, n'a pas la même pente que celle de l'augmentation du nombre d'influx.

b) - L'unité xéroréceptive

Cette unité, dont le rythme était de 6 par seconde, n'apparaît plus

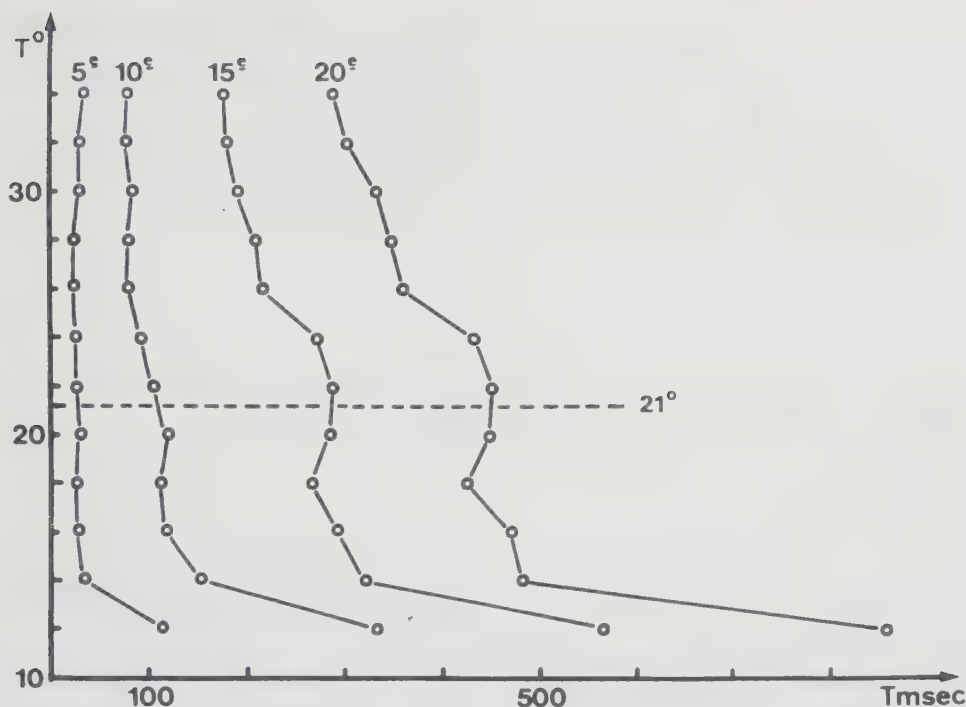


Fig. 32 - Pour l'unité hygroreceptive, à des températures comprises entre 12 et 34°C, pour des stimulations avec de l'air saturé d'humidité (H.R. = 100%), nous indiquons au bout de combien de temps apparaît le 5ème, le 10ème, le 15ème et le 20ème influx. Sauf pour de l'air à 12°C, la fréquence des premiers influx émis pendant la phase de descente du potentiel de récepteur, semble peu influencée par la température. Le trait interrompu indique la température de départ: 21°C. H.R. de la pièce: 38%.

pendant la stimulation, nous la retrouvons lors du retour aux conditions de la pièce. Mais, si le premier influx apparaît 20 millisecondes après l'arrêt de l'air à 100% d'H.R. à des températures inférieures à celle de la salle ; pour des températures supérieures, les influx de la cellule hygroreceptive persistent et il faut attendre à 32°C, 200msec., pour avoir le premier influx en provenance du récepteur au sec.

Pour nous, cela provient du fait qu'il se produit pendant la stimulation, une condensation sur l'antenne et sur le support. L'air humide, en se refroidissant, atteint son "point de rosée" et il y a condensation d'eau au voisinage de l'antenne.

c) L'unité thermoreceptive

Son rythme, voisin de 2 par seconde, est nettement accéléré pour des

stimulations par de l'air plus froid que celui de la pièce (fig.30, 12°C). La réponse est de type phasicotonique (fig.33). La cellule n'émet plus d'influx pendant une stimulation de courte durée par de l'air plus chaud que celui de la pièce ; par contre, l'unité s'active lors du retour aux conditions ambiantes, refroidissement après un chauffage de quelques secondes (fig. 29).

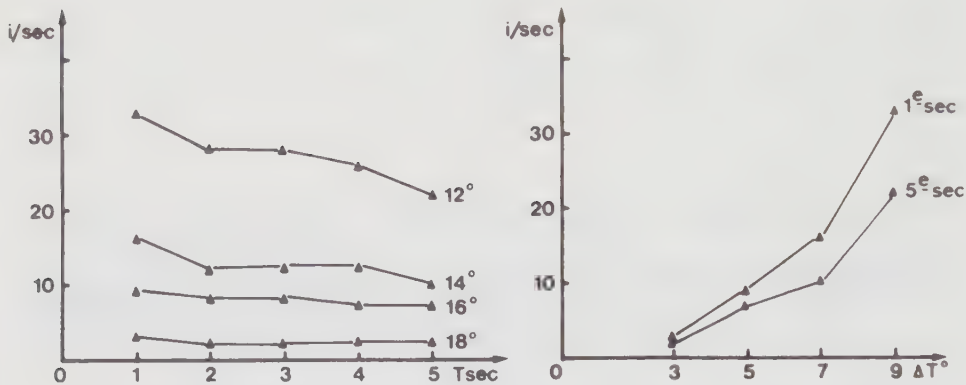


Fig. 33 - Evolution de la fréquence des influx du récepteur thermique lors d'une stimulation par de l'air humide saturé. Au départ: température = 21°C, H.R. = 38%. Les températures portées sur la courbe de gauche indiquent la température de l'air stimulant. Courbe de droite : nombre d'influx pendant la 1ère et la 5ème seconde, après une chute de température ΔT° (le rythme adapté est de 2 par seconde).

d) - Le potentiel de récepteur

C'est un potentiel composite, qui représente la somme algébrique des potentiels lents fournis par les trois unités. Pour des stimulations obtenues en approchant le doigt (augmentation d'H.R. et de température), il a un décours très comparable à celui fourni par une thermistance (figure 34). En fait, les potentiels de récepteurs de l'unité thermoréceptrice et de l'unité xéroréceptrice, sont toujours peu amples, le potentiel lent enregistré, est fourni principalement par l'unité hygroréceptrice (H). Pour des stimulations par de l'air humide à 100% d'H.R., l'amplitude du potentiel de récepteur atteint 10mV environ.

Pour interpréter les potentiels lents hyperpolarisants de 2 à 3mV obtenus pour des stimulations avec de l'air sec, et sur lesquels se greffe une intense activité de l'unité xéroréceptrice, nous devons admettre que la cellule hygroréceptrice inhibée par de l'air sec, produit un potentiel lent hyperpolarisant.

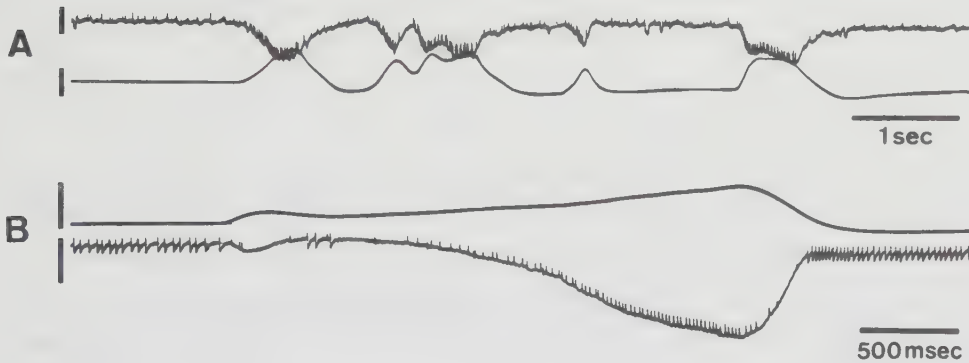


Fig. 34 - Nous approchons le doigt jusqu'à environ 0,5 cm de la préparation, puis nous l'en éloignons. Les variations de la température sont traduites par une thermistance. Elles sont de l'ordre de 2 degrés.

Tracés A - Ces tracés montrent les variations du potentiel de récepteur (tracé supérieur) et de la thermistance (tracé inférieur). En fait, les modifications du niveau continu, sont principalement causées par la stimulation de l'unité hygroréceptrice (H), donc par l'augmentation de l'humidité, et non par celle de la température. Température: 22,8°C, H.R.: 59%.

Tracés B - L'approche du doigt bloque l'activité de l'unité xéroréceptrice (X), ralentit fortement l'unité thermique (T), mais par contre, accélère l'unité hygroréceptrice. Le retrait du doigt correspond à un retour aux conditions de température et d'humidité de départ; cependant, les unités xéroréceptrices et thermiques sont transitoirement accélérées, l'unité hygroréceptrice est bloquée. Température de la pièce : 24,8°C; H.R. : 56%.

e) - La taille des influx

La phase positive des influx augmente pendant la stimulation, lors de l'augmentation du potentiel de récepteur ; nous avons étudié ce phénomène par ailleurs (GUILLET & BERNARD, 1972) et nous pensons que l'augmentation est due au fait que la résistance membranaire dendritique, diminue lors de la stimulation. L'amplitude de la phase négative des récepteurs du sec, diminue au contraire, lors d'une stimulation, en raison de l'invasion moins importante de la dendrite dépolarisée. Ces deux phénomènes rendent parfois très difficile, l'identification des différentes unités lorsqu'elles sont actives en même temps.

3 - Stimulation par de l'air à différentes humidités relatives

La préparation est adaptée à un courant d'air sec, nous la soumettons pendant cinq secondes, à un courant d'air humide de même débit et à la même température.

L'amplitude du potentiel générateur varie en fonction de l'humidité relative, ainsi que la fréquence des influx de l'unité hygroréceptrice (fig.35, A & B).

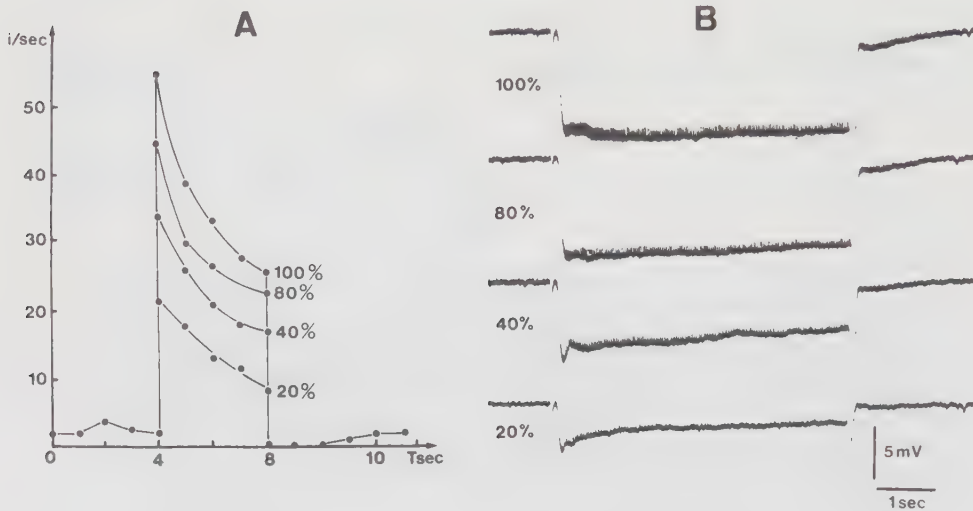


Fig. 35 - Réponse de l'unité hygroréceptrice à des augmentations rapides de l'humidité. La préparation, adaptée à de l'air soufflé à la vitesse de 200 cm/sec., à 20,6°C et pour 0% d'H.R., est soumise à des stimulations par de l'air à la même température et au même débit, mais à différentes humidités.

En A - Variations du nombre moyen des influx par seconde. Pour le retour aux conditions de départ, seule la courbe après 100% d'H.R. a été représentée.

En B - Nous figurons l'enregistrement en courant continu, pour une autre préparation dans les mêmes conditions (température 21°C), l'essentiel du potentiel de récepteur est fourni par l'unité hygroréceptrice.

La réponse est du type phasicotonique, nous l'avons exprimée ici en comptant globalement le nombre d'influx par seconde. Le nombre d'influx pendant la première seconde, augmente en fonction de l'humidité de l'air. Lors du retour à l'air sec, à l'arrêt de la stimulation, le rythme de l'unité hygroréceptrice s'arrête transitoirement, alors que l'unité xéroréceptrice répond phasicotoniquement.

4 - Adaptation

Les trois unités sont actives lorsque la préparation est adaptée avec de l'air à l'humidité et à la température de la salle par exemple. Lors de changements rapides d'humidité, nous avons vu que deux unités réagissent de façon antagoniste : le rythme de l'une cesse, alors que l'activité de l'autre augmente transitoirement.

Si la stimulation est maintenue, la fréquence des influx atteint progressivement un nouveau niveau stable et l'activité de l'unité bloquée, reprend peu à peu et se stabilise à un rythme stationnaire, différent de celui de départ. Ainsi par exemple, une préparation adaptée à 0% d'humidité relative et soumise à un air à 50% d'humidité relative à la même température, retrouve un rythme stable en 3 minutes 1/2 environ. Cette adaptation se remarque aussi au niveau du potentiel continu qui se stabilise progressivement à un nouveau niveau d'équilibre ; les deux tiers de ce niveau sont atteints au bout de 35 secondes environ.

Donc, lorsqu'une préparation est adaptée même à 0% ou à 100% d'H.R., nous observons un rythme d'influx en provenance de chacune des trois unités. La figure 36 présente deux groupes de courbes obtenues sur deux préparations : l'une à 23,6°C, l'autre à 19°C. Les comptages sont effectués sur 10 secondes, après

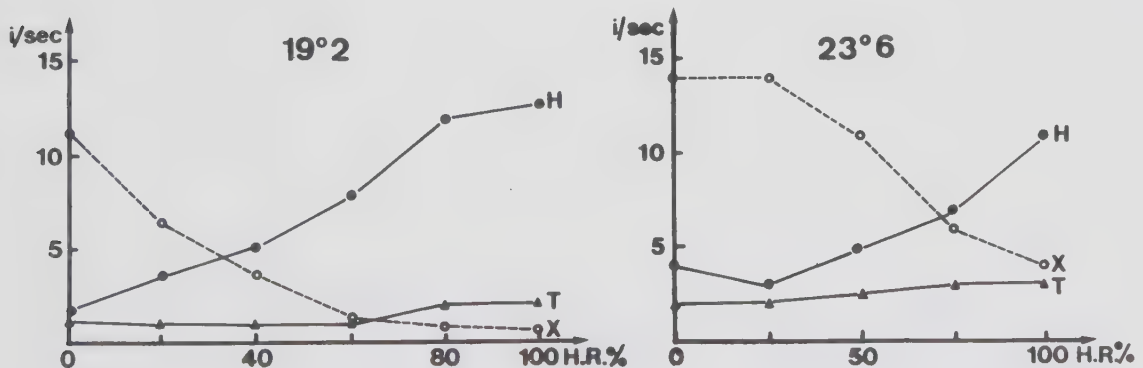


Fig.36 - Variations du rythme adapté des influx des trois unités de sensilles coeloconiques. A température constante, l'H.R. de l'air soufflé est modifiée par paliers. Les valeurs indiquées sont des moyennes obtenues pour des comptages sur 10 secondes, après un temps d'adaptation de 10 minutes pour chaque niveau d'humidité. Les courbes obtenues diffèrent d'une préparation à l'autre, mais ont la même allure générale (ici de plus, les températures diffèrent).
 (H) cercles pleins et courbes en trait plein : unité hygroreceptive.
 (X) cercles creux et courbe en pointillé : unité xeroreceptive.
 (T) triangles et courbe en trait plein : unité thermoreceptive.

un temps d'adaptation de 10 minutes pour différentes valeurs d'humidité relative.

Nous n'avons pas effectué d'études systématiques pour déterminer si, en se référant aux diverses valeurs de ce rythme de base déterminé plusieurs fois sur la même préparation, on pouvait considérer les récepteurs comme de "bons hygromètres".

Le thermorécepteur est assez difficile à étudier en raison de la faible amplitude de ses influx et de son rythme de base très bas.

5 - Faibles variations de température

La préparation est préalablement adaptée, dix minutes au moins, à un courant d'air dont l'humidité relative et la température, sont fixées. Nous avons la possibilité d'élever la température de cet air de quelques fractions de degré, par l'intermédiaire d'une petite résistance chauffante disposée dans la tubulure de sortie de l'air. Ce chauffage peut être maintenu quelques secondes ou plusieurs minutes ; dans ce cas, la préparation étant adaptée à cette température légèrement supérieure, l'arrêt de l'alimentation de la petite résistance conduit à une baisse de la température du courant d'air d'adaptation. Dans tous les cas, sauf avec de l'air sec à 0% d'H.R., nous modifions non seulement la température, mais aussi l'humidité relative, seule l'humidité absolue reste pratiquement constante.

Nous avons une bonne appréciation des variations de température avec la thermistance, mais les variations d'H.R. sont déterminées uniquement par le calcul. La figure 37 présente deux enregistrements ; en (1), un chauffage de courte durée : 5 secondes entre A et B. La préparation adaptée à 23,8°C et 100% d'H.R., est soumise à de l'air dont la température est supérieure de 0,4°C, mais dont l'humidité relative n'est plus que de 97,7%.

Sur le deuxième tracé de cette figure (en 2), la préparation est adaptée à cet air plus chaud (24,2°C et 97,7% d'H.R.) pendant 10 minutes ; en stoppant le chauffage, la température tombe à 23,8°C et l'humidité relative atteint 100%.

Le rythme de toutes les unités est affecté. Pour une augmentation de température, le rythme de l'unité hygroréceptrice et celui de l'unité thermoréceptrice diminuent, le rythme de l'unité xéroréceptrice augmente. Des modifications inverses se produisent lors d'une diminution de température.

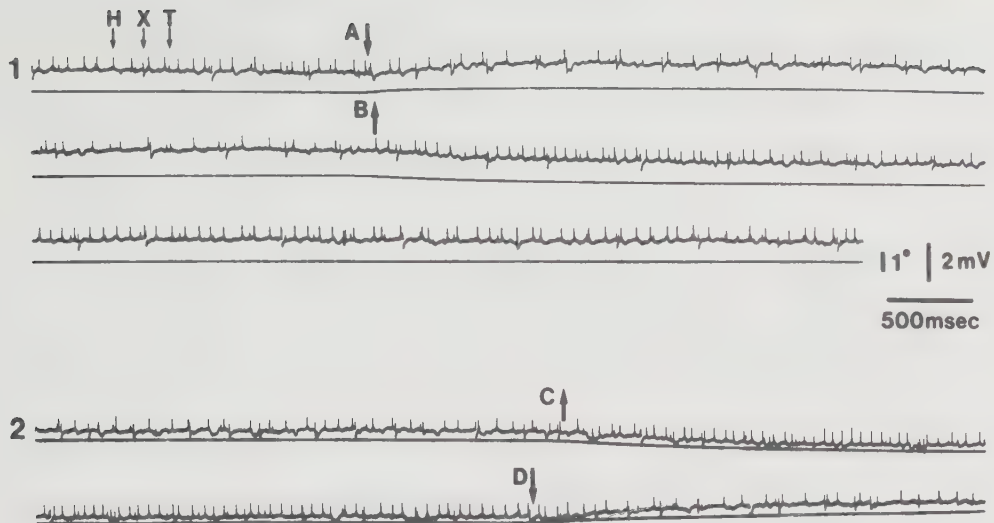


Fig.37 -

En 1 - La sensille coeloconique est adaptée depuis 10 minutes à un courant d'air à la vitesse de 200 cm/sec. saturé d'humidité (H.R.: 100%) et à 23,8°C. Les trois unités (Hygroréceptrice:H, Xéroréceptrice:X et Thermoréceptrice:T) se distinguent par leur forme et leur amplitude différentes. Le tracé inférieur pour chaque ligne, indique les variations de la température grâce à une thermistance.

En A - Par l'intermédiaire d'une petite résistance chauffante, nous élevons la température de l'air de 0,4°C (23,8 à 24,2°C), l'humidité chute à 97,7%, le rythme des unités (H) et (T) diminue, le rythme de l'unité (X) augmente.

En B - Cinq secondes plus tard nous stoppons le chauffage. L'air revient à 23,8°C, il se refroidit de 0,4°C et est à nouveau à 100% d'H.R. Après une augmentation transitoire du rythme (H) et (T) et un ralentissement de l'unité (X), nous retrouvons le rythme du départ.

En 2 - La résistance chauffante est alimentée depuis 10 minutes, la préparation est donc soumise à un air à 24,2°C et à 97,7% (la situation est semblable à celle que nous avions en 1A mais ici nous enregistrons après adaptation à cette situation).

En C - Nous arrêtons le chauffage, l'air revient à 23,8°C et à 100% d'H.R. l'amplitude de la variation de rythme obtenue diffère assez peu de celle observée en B mais l'adaptation est beaucoup moins rapide.

En D - Nous chauffons à nouveau l'air saturé alors que la préparation n'est pas complètement adaptée aux conditions précédentes.

Le rythme des unités antagonistes (H) et (X) est influencé par de petits changements de température. Dans chaque cas, si les modifications sont maintenues, un nouveau niveau d'adaptation et un nouveau rythme s'instaurent. L'Unité (T) ralentit lors d'une élévation de température et accélère lors d'un abaissement.

Température de la pièce: 22,2°C; H.R.: 45%. Les trois lignes en 1 constituent un même enregistrement, de même que les deux lignes en 2.

Les variations du rythme de l'unité hygroréceptrice, nous paraissent les plus importantes, mais c'est uniquement en raison de leur rythme qui passe de 12 à 7 (58%). Les variations en pourcentage de l'unité thermoréceptrice, sont du même ordre, mais se remarquent moins, le nombre d'influx passe de 5 à 2 par seconde (40%).

Dans la figure 38, nous indiquons quelles sont les répercussions d'une petite élévation de température de 0,6°C maintenue pendant 5 secondes, sur une même préparation adaptée à différentes humidités relatives.

A 100% d'H.R., pour l'unité hygroréceptrice, la variation de rythme est nette-

ment observable. Le rythme de 13 influx par seconde en moyenne, tombe à 6 influx pendant la première seconde de chauffage. Pour l'unité xéroréceptrice, dont le rythme adapté à cette humidité est très faible (1 par seconde environ pour cette

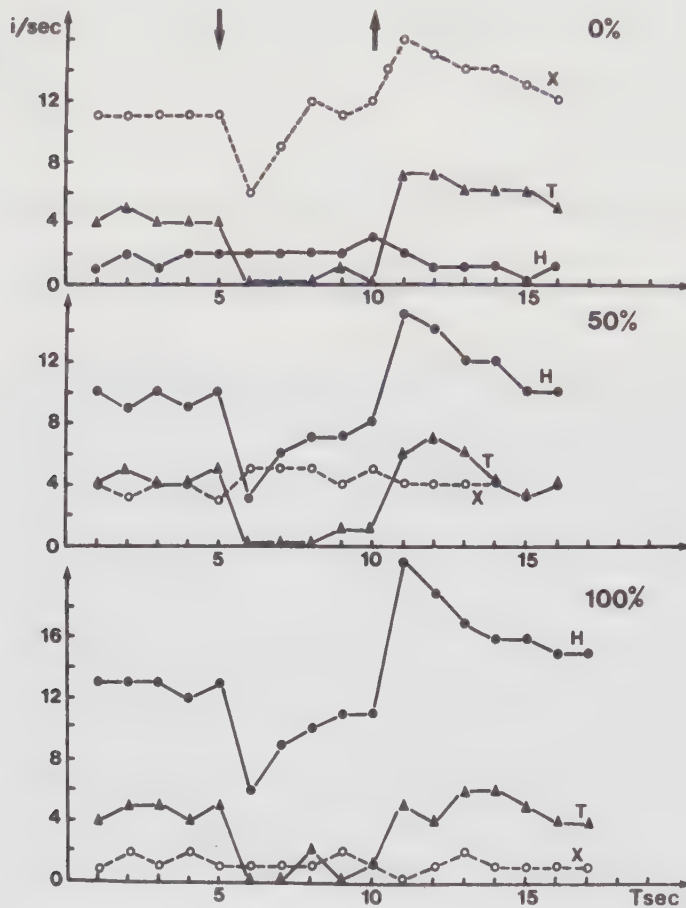


Fig. 38 - Ces courbes indiquent les variations de la fréquence des trois unités d'une sensille coeloconique, pour de faibles changements de la température ($0,6^{\circ}\text{C}$) du courant d'air auquel elles sont adaptées. Pour une même préparation, suivant l'humidité de l'air, c'est l'unité xéroréceptrice (X) à 0%, ou l'unité hygroréceptrice (H) à 100%, qui présente un rythme de base élevé. Sauf à 0%, une élévation de température diminue l'humidité relative de l'air qui passe de 100 à 96,65% et de 50 à 48,32%. L'activité de la cellule thermoréceptrice (T) est bloquée lors d'un chauffage et le rythme est légèrement accéléré lors du retour à la température normale cinq secondes plus tard. Les variations semblent peu dépendantes de l'humidité de l'air. L'élévation de température associée à la diminution de l'humidité relative, ralentit le rythme de l'unité hygroréceptrice (H). Pour l'unité xéroréceptrice (X), la température agissant seule à 0%, ralentit le rythme et il est probable qu'aux autres niveaux d'humidité, cet effet de la température est contrebalancé par la diminution de l'humidité relative. Les réponses de deux cellules hygro- et xéroréceptrices sont donc dépendantes de la température.
(H) cercles pleins et courbe en trait plein : unité hygroréceptrice.
(X) cercles creux et courbe en pointillé : unité xéroréceptrice.
(T) triangles et courbe en trait plein : unité thermoréceptrice.

préparation), la variation nous semble moins marquée.

A 0% d'H.R. au contraire, le rythme d'adaptation de l'unité xéroréceptrice étant plus élevé (11 par seconde), c'est elle qui nous apparaît comme étant la plus influencée.

La réponse de l'unité thermoréceptrice est sensiblement la même, quelle que soit l'humidité de départ.

Lorsque la variation de température, inférieure à 1°C, est maintenue plusieurs minutes, un rythme de base très voisin de celui du départ, s'observe à nouveau au bout de 20 secondes environ pour les unités hygro- et xéroréceptrices.

L'unité thermique met plus d'une minute pour s'adapter complètement.

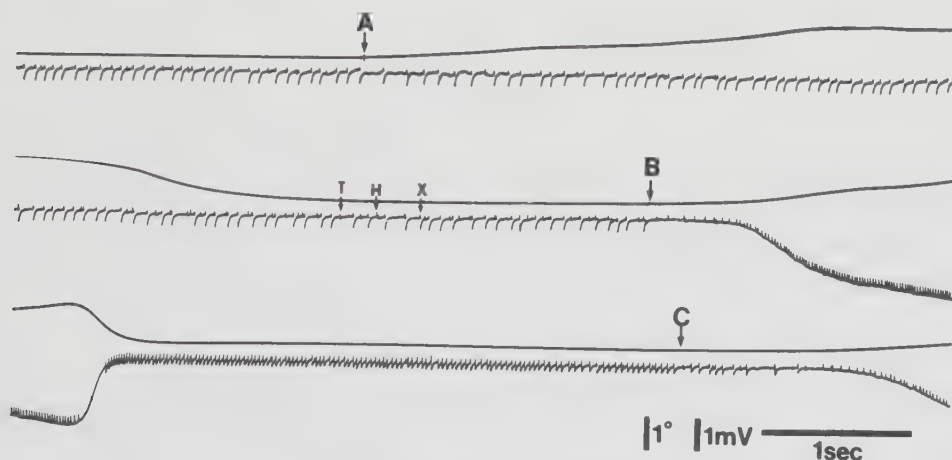


Fig.39 - Sur ce tracé, trois stimulations ont été effectuées consécutivement sur la même sensille coeloconique.

La ligne supérieure indique les variations de la température, captées par une thermistance.

En A - Nous approchons un tube de verre sec et propre, mais porté à la température de 37°C. Pendant l'élévation de température, le rythme de l'unité monophasique de faible amplitude, thermoréceptrice (T), ralentit ; il accélère lors du retour aux conditions de la salle. Le rythme des autres unités, est peu affecté.

En B - Nous approchons le doigt à 0,5cm environ au dessus de la préparation. La stimulation thermique est du même ordre de grandeur qu'en A et il s'y ajoute une augmentation de l'humidité relative. Le rythme de l'unité diphasique xéroréceptrice (X) est bloqué ; l'unité thermoréceptrice (T) ralentit ; par contre, l'unité monophasique hygroréceptrice (H) accélère. Lors du retour aux conditions de la salle, l'activité de l'unité xéroréceptrice est transitoirement augmentée, ainsi que celle de l'unité thermoréceptrice (T).

En C - Nous approchons à nouveau le doigt avant que le niveau d'adaptation aux conditions de la pièce soit atteint.
Température de la pièce : 24,8°C, H.R. = 56%.

6 - Comparaison des effets d'un stimulus naturel (doigt), et d'un leurre (tube chaud)

Les expériences comportementales montrent que les larves de Triatome et de *Rhodnius*, même amputées de leur segment antennaire distal, s'orientent non seulement en direction d'un Mammifère émettant à la fois des stimuli hygrométriques et thermiques, mais aussi vers un tube de verre propre et sec porté entre 35 et 40°C environ (4ème partie, chapitre II B). La figure 39, nous montre les résultats obtenus sur une même préparation, lors de la stimulation par un tube de verre chaud (A) et lors de l'approche du doigt (B & C). Dans le premier cas, seuls les récepteurs thermiques sont affectés ; leur rythme est ralenti et même stoppé pendant le chauffage, il est plus rapide lors du refroidissement.

D - CONCLUSION PARTIELLE

Dans ce chapitre, nous avons recherché la fonction des récepteurs des huit types morphologiques de sensilles précédemment décrits. De même que l'inventaire demeure incomplet, la liste des fonctions des différents récepteurs est loin d'être achevée. Examinons les résultats par catégories fonctionnelles.

- Les mécanorécepteurs

Les types rencontrés sont classiques, tant par leur aspect, que par leurs réponses. Les mécanorécepteurs des Insectes, ont en général une taille relativement importante, ils ne possèdent qu'un seul neurone à leur base, les stimuli mécaniques sont faciles à appliquer du moins qualitativement ; toutes ces conditions font qu'ils ont déjà été beaucoup étudiés. Les mécanorécepteurs rencontrés sur l'antenne du Triatome ne nous ont pas semblé présenter de caractères originaux, ni d'avantages particuliers, pour une étude approfondie.

- Les récepteurs olfactifs

Nous pouvons distinguer trois catégories de récepteurs olfactifs.

- Le type E, à parois minces, avec de nombreux pores et plusieurs neurones à dendrite ramifiée, s'active pour de nombreux produits ; mais, il donne des enregistrements électrophysiologiques avec une trop mauvaise définition (nombreux influx de très faible amplitude), pour nous permettre de préciser si ces récepteurs réagissent en "généralistes" ou à des "groupes réactifs".

MAYER (1968) a enregistré des sensilles de ce type, au niveau du pédicelle ; il obtient des réponses pendant "plusieurs semaines" pour des stimulations par l'haleine humaine.

- Le type Df, était proposé comme thermorécepteur, l'électrophysiologie n'apporte pas d'éléments en faveur de cette hypothèse. Il n'est pas insensible aux variations de température, mais il n'est pas plus sensible que d'autres éléments nerveux ou d'autres récepteurs qui possèdent une autre fonction reconnue.

Des expériences comportementales montrent que ce type de récepteur n'est pas indispensable à l'Insecte pour détecter un tube chaud (quatrième partie, chapitre II). Il ne réagit, ni aux odeurs alimentaires (Mammifères), ni aux odeurs de congénères, mais nous pensons que ce dernier point doit être approfondi. En effet, les Hématophages prennent des repas très espacés, ils sont connus pour avoir un cycle de mue et différents cycles physiologiques réglés par leur prise alimentaire ; il en est probablement de même pour leur cycle sexuel.

Par des études comportementales, ANTICH (1968) montre que les *Rhodnius* femelles sont attirés par les mâles et non inversement et qu'il n'y a pas attraction entre les nymphes.

Pour BALDWIN & coll. (1971), les *Rhodnius* accouplés émettent une phéromone volatile qui attire les mâles gorgés.

Il semble donc que, les Réduvidés possèdent des récepteurs de phéromones ; les tests électrophysiologiques restent encore à faire, pour préciser si les récepteurs de ce type de sensilles (D), sont impliqués.

- Le type Ff : En prenant comme point de départ les réactions des récepteurs de ces sensilles à un composé naturel : la sueur, nous avons montré quels sont les composés de ce liquide, qui se révèlent actifs sur les récepteurs. Nous avons distingué deux catégories dans ce type, suivant la présence, ou l'absence de cellule hygroréceptrice. Le microscope optique ne permet pas de reconnaître ces catégories morphologiquement, cependant, il existe des sensilles de tailles différentes dans ce type.

Les récepteurs de ces sensilles qui réagissent à des odeurs alimentaires, peuvent être dénommés "récepteurs spécialistes à faible spécificité" dans la classification adoptée par KAISSLING (1971). Leur spectre de réaction est encore trop peu étudié pour pouvoir les classer dans un des groupes de réaction tels que les définissent KAFKA (1970) et VARESCI (1971). Nous montrons que la sensibilité d'un des récepteurs est plus élevée pour l'acide lactique L (+), que pour son isomère D (-). Nous retrouvons un problème qui a été étudié d'une manière approfondie pour les deux enantiomères de l'acide 4-méthyl-hexanoïque par KAFKA, OHLOFF, SCHNEIDER & VARESCI (1973).

Ces sensilles olfactives, relativement faciles à enregistrer, nous permettent d'étudier des problèmes de physiologie générale.

Un premier problème, nettement mis en évidence et que nous retrouvons sur tous les récepteurs olfactifs, n'a pas retenu l'attention des divers autres chercheurs, il s'agit de l'hyperpolarisation obtenue avec de l'air en mouvement.

Plusieurs hypothèses peuvent être proposées : l'air soufflé est plus pur, plus ou moins chaud, plus ou moins humide. Ces facteurs interviennent, mais ils ne suffisent pas pour expliquer les faits observés.

THURM (1970a), travaillant sur les sensilles campaniformes des haltères de la mouche, observe des réponses hyperpolarisantes (beaucoup plus amples d'ailleurs, que les nôtres). Il réussit à les modifier en changeant la teneur en oxygène de l'air, et propose une interprétation en faisant jouer un rôle important à des pompes métaboliques localisées dans la membrane des cellules annexes de l'épithélium sensoriel.

Nous ne retrouvons pas, sur les récepteurs antennaires, une réponse différente avec de l'azote, de l'air ou de l'oxygène. Les deux préparations présentent, il est vrai, des différences importantes :

- Les haltères des mouches sont situées sous les ailes, elles sont donc fortement ventilées pendant le vol chez un Insecte très actif.
- Les récepteurs antennaires du Triatome ne sont pas ventilés dans les conditions normales de vie de l'Insecte, mais ils sont bien irrigués en hémolymphe car l'antenne possède un cœur accessoire (PINET, 1964) et son système trachéen est bien développé.

Il nous semble que l'hyperpolarisation est provoquée par le courant gazeux lui-même et non par un de ses constituants. En modifiant la vitesse de l'air qui passe au niveau de l'entrée du système pore-tubule, nous changeons l'équilibre entre le nombre des molécules qui arrivent et celles qui sont évacuées, et il en résulte un ajustement du potentiel dendritique ; cette nouvelle adaptation aux conditions extérieures étant effectuée à chaque modification du débit de l'air. Cette hypothèse de travail serait plus facile à tester sur des récepteurs olfactifs unitaires dont le spectre réactif est bien connu.

Le second problème posé par ces récepteurs, est relatif à la forme de leurs influx, il sera développé dans le chapitre suivant.

Le récepteur à l'humidité, présent dans ce type de cellule Ff, est différent de celui des sensilles de type Hf, car il s'adapte rapidement et il est en général silencieux dans les conditions ambiantes.

- Les récepteurs à l'humidité, au sec, et à la température

- Le type Hf : Il correspond à une des sensilles les plus intéressantes, en raison de la présence de récepteurs très sensibles aux variations de l'humidité et de la température.

Les études comportementales, laissaient prévoir l'existence d'un thermorécepteur dans les sensilles de l'antenne. Les récepteurs sensibles à la température, que nous mettons en évidence, sont localisés dans des cavités cuticulaires : les sensilles coeloconiques et associés à des récepteurs au sec et à l'humide. Nous ne savons pas si cette association a une importance pour le fonctionnement du récepteur, et si les renseignements sur la température et l'humidité pris en un même point, sont intégrés comme tels par le système nerveux ; en tout cas, cela complique pour l'électrophysiologiste, l'étude du récepteur sensible aux variations de température ; de plus, ses influx sont peu amples et ont un rythme faible. Nous montrons qu'il réagit comme les autres récepteurs influencés par la température et déjà décrits chez les Insectes (LACHER, 1964; SCHOONHOVEN, 1966; LOFTUS, 1966, 1968, 1969; WALDOW, 1970) (Voir 1ère partie, chapitre I C). Le rythme de ce récepteur est ralenti pour un réchauffement et il est nettement accéléré lors d'une faible baisse de température même lorsqu'il s'agit d'un retour à la température ambiante après un léger chauffage d'une durée de quelques secondes. Ce n'est qu'après des expériences comportementales et la discussion de son rôle, que nous concluons qu'il peut être considéré comme un thermorécepteur.

CHAPITRE II.

PHYSIOLOGIE GENERALE DES RECEPTEURS DES SENSILLES

Depuis les premiers travaux de SCHNEIDER (1955, 1957), WOLBARSH & DETHIER (1958), MORITA & YAMASHITA (1961), BOECKH (1962), THURM (1964), nous savons qu'il est possible de dériver l'activité électrique des neurones sensoriels des Insectes, en insérant à la base des sensilles, la pointe d'une électrode métallique ou d'une micropipette de verre. De nombreux auteurs ont utilisé cette technique dont le principe a peu varié (Revue bibliographique par KAISSLING, 1971).

En raison des progrès dans la qualité des appareils optiques, mécaniques, et électroniques, cette méthode permet d'obtenir des enregistrements de l'activité de sensilles de forme et de taille diverses, appartenant à de nombreuses espèces d'Insectes.

L'inventaire des sensilles des antennes d'une seule espèce d'Insectes, montre qu'en ne considérant que des critères morphologiques, nous distinguons plusieurs types très différents.

De même, l'électrophysiologiste qui a enregistré de nombreuses fois, plusieurs types de sensilles d'un ou de quelques Insectes, reconnaît les tracés : tel type de sensille a des influx monophasiques amples, tel autre des influx diphasiques ; la forme même du potentiel de récepteur, apporte des éléments pour la reconnaissance des enregistrements.

Est-il possible d'interpréter les différences d'amplitude et de forme observées et de les modifier ?

A - PRINCIPE DU FONCTIONNEMENT DES RECEPTEURS D'INSECTES

La physiologie des cellules nerveuses bipolaires situées à la base des sensilles d'Insectes, est comparable à celle des neurones sensoriels des autres animaux.

La "transduction" du stimulus spécifique en une variation graduée du potentiel de membrane, s'effectue dans une région spécialisée (1). L'émission du message codé, sous la forme de potentiels propagés, s'effectue dans une autre portion neuronique (2) ; entre ces deux régions et extérieurement, existe une zone à résistance élevée (3).

1 - La région réceptrice

La dendrite des chimiorécepteurs d'Insectes, se prolonge dans le processus externe de la sensille ; celle des mécanorécepteurs s'ancre en général à la base d'une soie articulée. La dendrite est constituée de deux parties distinctes morphologiquement : le segment distal qui peut être ramifié, et la région dendritique proximale* .

Le stimulus efficace agit sur la membrane de cette dendrite, par l'intermédiaire de dispositifs dont le fonctionnement demeure encore assez mal connu (pores-tubules des récepteurs olfactifs : ERNST (1969), STEINBRECHT (1969) ; microtubules des mécanorécepteurs : GAFFAL & HANSEN, 1972).

L'action du stimulus sur les "sites dendritiques" se traduit par une modification de perméabilité ionique et, il en résulte un changement du potentiel membranaire de la dendrite.

La variation électrique, s'il était possible de l'enregistrer directement au niveau dendritique, apparaîtrait donc sous la forme d'une variation lente et graduée, du potentiel. Il est admis généralement, que la membrane dendritique est dépourvue des dispositifs ioniques permettant l'émission de potentiels propagés.

* Ces deux parties sont séparées par une région rétrécie présentant des caractères ciliaires. Nous ne savons pas si cette région joue un rôle particulier dans la transmission des potentiels, il est généralement admis que la partie distale de la dendrite, est éliminée à chaque mue. La nouvelle dendrite serait élaborée à partir de cette région ciliaire qui est en relation avec des centres centrosomiens.

2 - Le site d'initiation des influx

La localisation de cette région n'est pas connue avec précision, on la situe en général après le corps cellulaire. Sa membrane possède les caractéristiques habituelles d'excitabilité des axones.

3 - La résistance externe

Entre les deux régions précédemment décrites, dans le cas des sensilles d'Insectes, on admet l'existence d'une résistance électrique externe, de valeur élevée. Cette résistance n'est probablement pas nécessaire au fonctionnement normal de la cellule, mais, c'est grâce à elle que les enregistrements sont possibles par électrodes externes.

4 - Situation des électrodes

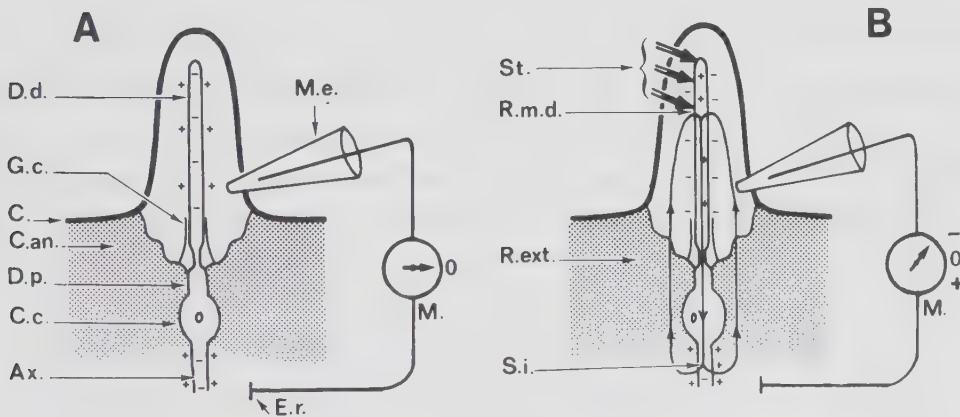


Fig. 40 -

En A - Nous situons les électrodes d'enregistrement par rapport aux éléments anatomiques de la sensille au repos.

Ax.: axone; c.: cuticule; c.an.: cellules annexes; c.c.: corps cellulaire; D.d.: dendrite distale; D.p.: dendrite proximale; E.r. électrode référence; G.c.: gaine cuticulaire; M. appareil de mesure; M.e.: microélectrode.

En B - Sous l'action du stimulus (transmis à la dendrite par des mécanismes spécialisés différents d'un type de récepteur à l'autre), la résistance membranaire (R.m.d.) chute et la dendrite se dépolarise. L'appareil de mesure indique que la microélectrode devient négative par rapport à l'électrode indifférente plongeant dans l'hémolymphe. Une forte résistance externe existe entre les deux électrodes des courants locaux s'établissent et dépolarisent la région axonique où sont initiés les influx.

R.m.d.: résistance membranaire dendritique; R.ext.: résistance externe, S.i.: site d'initiation des influx propagés; St.: stimulus.

Les deux électrodes sont externes par rapport à la cellule sensorielle, la pointe de la microélectrode est proche de la dendrite.

La polarité et l'amplitude du potentiel lent enregistré (10mV environ), sont facilement interprétés en admettant qu'il existe entre les deux électrodes (la microélectrode insérée à la base de la sensille et l'électrode de référence baignant dans l'hémolymphe de l'Insecte), une zone à forte résistance (R.ext., fig.40). Les cellules accessoires qui enveloppent le neurone, peuvent très bien être à l'origine de cette résistance.

Au repos (fig.40, A), entre les deux électrodes remplies de liquide physiologique et dont la partie métallique est constituée d'un fil d'argent chloruré, nous n'enregistrons pas de différence de potentiel.

Dans la figure 40 (B), nous représentons le stimulus spécifique (S), modifiant la perméabilité ionique de la membrane. Il en résulte une dépolarisation de l'élément dendritique (R.md.) et un appel de charges des régions voisines, en particulier de la région du site d'initiation des influx (S.i.).

Mais, la membrane de cette zone est électriquement excitable et, lorsqu'elle atteint un certain niveau de dépolarisation, elle émet des potentiels d'action propagés.

Nous allons considérer séparément dans cet exposé, les deux phénomènes : le potentiel de récepteur d'origine dendritique, et les potentiels propagés émis dans la région du site d'initiation des influx. Mais il est bien évident que dans les enregistrements, les potentiels d'action apparaissent greffés sur le potentiel lent, et, pour l'interprétation des deux phénomènes, nous devons tenir compte des modifications intervenant dans tous les éléments du circuit.

B - ETUDE DU POTENTIEL DE RECEPTEUR (P.R.)

1 - Définition

Depuis DAVIS (1961), on appelle potentiel générateur, la dépolarisation qui engendre les influx au niveau du site initial.

Le terme de "potentiel de récepteur" (P. R.), désigne le premier changement électrique directement attribuable à l'absorption de l'énergie du stimulus, au niveau de la cellule sensorielle primaire.

Dans nos préparations il n'est pas possible pour le moment, de dissocier la part de ces deux potentiels, aussi, nous adopterons comme WOLBARSH (1960), le terme de potentiel de récepteur (P.R.), pour définir tous les potentiels non propagés enregistrés près du récepteur.

2 - Variations observables dans la forme et l'amplitude du potentiel de récepteur

D'un récepteur à l'autre, la forme et l'amplitude du P.R., diffèrent. Dans certains cas, le potentiel continu se maintient pendant toute la stimulation; dans d'autres, il n'est présent que pendant la période de variation du stimulus ; mais le plus souvent, avec un stimulus de longue durée et constant, il apparaît ample lors de l'installation de la stimulation, puis il diminue progressivement d'amplitude au cours du temps.

Dans la plupart des cas, il s'agit d'une dépolarisation, mais parfois, le P.R. se traduit par une hyperpolarisation (BOECKH, 1967).

En testant toujours des sensilles semblables d'une même espèce d'Insectes, il n'est pas rare d'obtenir des P.R. d'amplitude "exceptionnelle", très amples, ou négligeables. Comme nous, de nombreux auteurs signalent ce fait ; SMOLA (1970) par exemple, constate que pour un même type de mécanorécepteur de Criquet, l'amplitude varie en moyenne de 9 à 26mV.

Pour tenter d'analyser ce phénomène, nous allons étudier le P.R. et les influx dans diverses conditions de polarisation et de stimulation. Une vue d'ensemble de la physiologie du récepteur et des conclusions d'une portée générale, ne peuvent être obtenues que par l'étude comparée de récepteurs fonctionnellement différents. Un phénomène qui passe inaperçu sur un type de récepteur, peut apparaître très accusé sur un autre ; par contre, certaines sensilles telles que les sensilles mécanoréceptrices du front du Criquet, avec un seul neurone à leur base,

présentent des conditions plus favorables pour des études quantitatives. C'est pour ces raisons que cette partie relative à la physiologie générale des récepteurs, a été menée en collaboration avec GUILLET.

3 - Utilisation des courants polarisants

Nous avons précisé sur un schéma, la position des électrodes, et donné pour expliquer les enregistrements du P.R., l'interprétation la plus communément admise.

Nous allons tenter de modifier artificiellement la polarisation des différents éléments du neurone sensoriel, en faisant circuler un courant entre la micro-électrode et l'électrode insérée dans le corps de l'Insecte.

Les courants polarisants ont déjà été utilisés pour modifier la forme du P.R. par TOYODA & coll. (1969) qui démontrent que, en ce qui concerne le photorécepteur d'un Vertébré le Gekko, la réponse à la lumière est une hyperpolarisation accompagnée d'une augmentation de résistance. Ce résultat est d'ailleurs contraire à ce qui se passe pour la plupart des récepteurs d'Invertébrés où le stimulus spécifique provoque une dépolarisation accompagnée d'une baisse de résistance.

ECCLES (1964), modifie aussi l'amplitude des potentiels synaptiques excitateurs ou inhibiteurs, par polarisation. Ainsi, il obtient des potentiels post-synaptiques inhibiteurs de polarité inverse à ceux obtenus dans les conditions normales, lorsque le niveau du potentiel de membrane modifié par la polarisation, est supérieur au potentiel d'équilibre, pour l'ion mis en cause.

La situation dans le cas des sensilles d'Insectes, est moins simple que dans les exemples précédents. Il n'y a pas une microélectrode intracellulaire et une électrode extracellulaire avec un courant traversant une fois la résistance membranaire, mais deux électrodes externes. Il en résulte deux inconvénients pour le contrôle de la polarisation :

- D'une part, il existe un court-circuit, et une partie du courant circule à l'extérieur du neurone.
- D'autre part, lorsque la microélectrode est positive par exemple, le courant est entrant au niveau dendritique, il traverse la résistance membranaire de l'extérieur vers l'axoplasme ; mais ce courant sera sortant au niveau des autres régions, et en particulier dans la zone du site d'initiation des influx.

4 - Polarisation continue augmentée par paliers

Les résultats obtenus sur un récepteur olfactif (type Ff2) de l'antenne du Triatome, sont représentés figure 41.

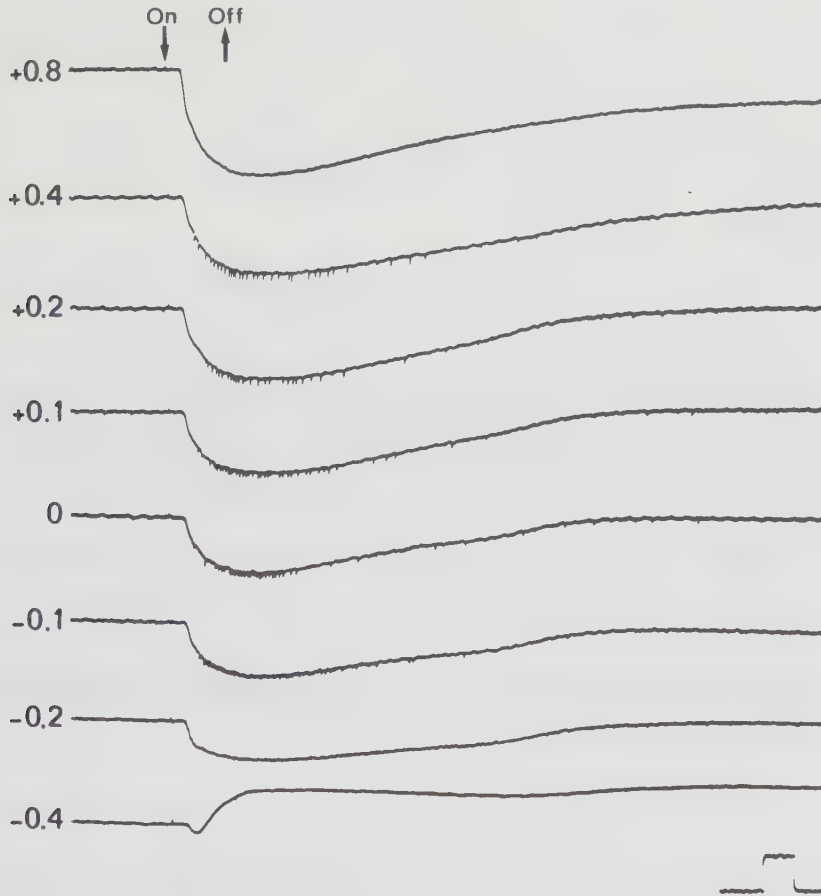


Fig. 41 - Polarisation en courant continu, d'une sensille olfactive. Ces tracés enregistrés sur un récepteur olfactif (type Ff2) de l'antenne du Triatome, ont été obtenus pour des stimulations identiques, avec de l'air contenant de la vapeur d'eau et de l'ammoniac (l'air est en équilibre avec de l'eau contenant 1/100 de la solution du commerce à 25%). La préparation est stimulée toute les 3 minutes pendant une seconde. Dans les conditions normales sans polarisation (ligne 0), le potentiel de récepteur obtenu est "maximal". Les tracés allant de +0,1 à +0,8 volts, montrent que l'amplitude du potentiel de récepteur augmente lorsqu'on accroît le potentiel anodique de la microélectrode. Sur les tracés inférieurs allant de -0,1 à -0,4 volts, les potentiels de récepteur diminuent d'amplitude et même s'inversent lorsque l'intensité du courant sortant au niveau de la microélectrode, augmente. Les polarisations sont indiquées en volts appliqués entre les points C et D du montage en pont de Wheatstone (1ère partie, chap. II,D). L'étalonnage indique 500 msec. et 10 mV. Noter que les influx ne sont plus visibles pour des polarisations élevées (-0,4 et +0,8 volts).

Le stimulus est appliqué pendant une seconde, toutes les trois minutes, pour éviter les phénomènes d'adaptation à l'odeur.

En l'absence de toute polarisation (ligne 0, fig.41), le P.R. atteint une amplitude de 15mV, et après une stimulation maintenue une seconde, le retour au niveau de départ est obtenu en cinq secondes.

La présence d'influx de différentes amplitudes, montre que la sensille possède plusieurs cellules réceptrices ; certaines sont activées par l'ammoniac, et d'autres par une augmentation de l'humidité (voir troisième partie, chapitre I, B).

Nous pouvons en général effectuer deux ou trois séries de polarisations immédiatement successives ; dans certains cas favorables nous en avons fait cinq sur la même sensille.

En augmentant par paliers les voltages anodiques (de +0,1 à +0,8 Volts), l'amplitude du P.R. croît (il atteint 30mV avec un courant correspondant à un potentiel de +0,8Volts).

En appliquant des voltages cathodiques par paliers successifs (-0,1 à -0,4 Volts) l'amplitude du P.R. décroît et s'inverse même après une brève phase négative initiale.

Le diagramme tridimensionnel de la figure 42, montre que le retour au niveau de départ est toujours atteint plus tardivement lorsque le récepteur a été soumis à une polarisation anodique ou cathodique.

Notons que les influx monophasiques négatifs, ne sont plus observables lors de polarisations importantes (+0,8 et -0,4 Volts).

Les mêmes résultats ont été obtenus sur les sensilles mécanoréceptrices de type phasicotonique du front du Criquet. Pour ces expériences, il a été possible, afin de réduire les effets d'électrophorèse et d'adaptation au courant, de faire passer le courant pendant un temps très court (500msec.) avant la stimulation mécanique. La composante phasique qui, sans polarisation, a une amplitude de 7,5mV, peut atteindre 30mV. Ces sensilles ne possèdent qu'une cellule nerveuse à leur base (GUILLET & BERNARD, 1972).

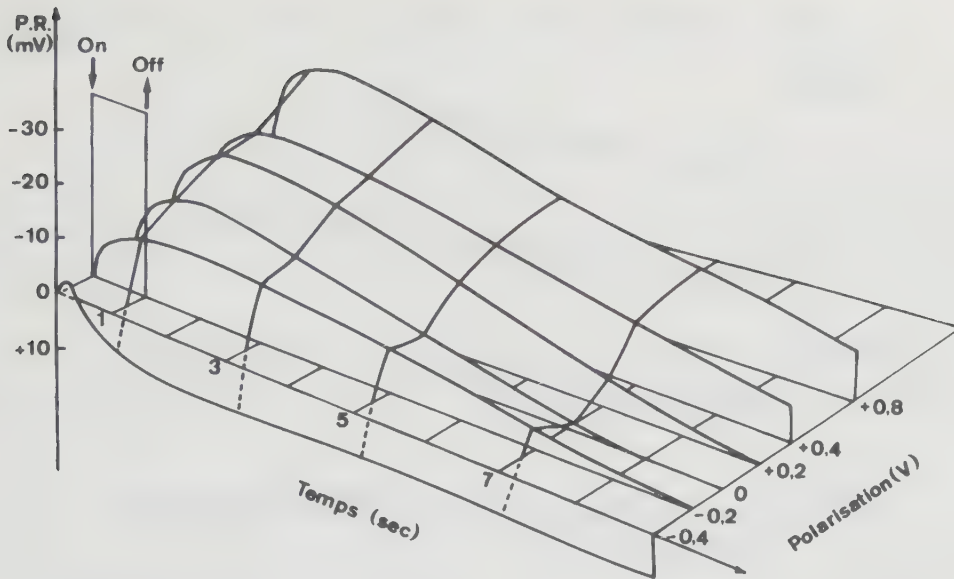


Fig. 42 - Ce diagramme permet de comparer les modifications de l'amplitude du potentiel de récepteur et de la durée de la phase de retour, pendant une polarisation maintenue. La période de stimulation dure une seconde, elle n'est figurée que sur la courbe $-0,2V$. Le sens négatif pour le potentiel de récepteur (P.R.), est indiqué ici vers le haut. Ce groupe de courbes, montre que l'amplitude du P.R. croît lorsque le courant est entrant au niveau dendritique et qu'il diminue sous l'effet d'un courant sortant. Nous remarquons ici que quelque soit le sens du courant, la phase de retour est toujours plus importante lorsque le récepteur est polarisé.

5 - Variations du P.R. pendant l'application d'ondes rectangulaires

Avec les ondes rectangulaires, les phénomènes d'électrophorèse et d'adaptation sont réduits, et de plus, il est possible de parfaire l'équilibre du pont de Wheatstone juste avant chaque stimulation. Leurs effets ont été comparés à ceux des courants polarisants de longue durée (fig. 43).

Pour des récepteurs olfactifs, le P.R. est étudié en absence (C) et en présence de polarisations continues (A) ou intermittentes (B), pendant une durée de 200msec.

On peut observer que les contours des tracés par ondes rectangulaires pendant la P.R., coïncident exactement avec les tracés obtenus en présence ou en absence de polarisation continue. Les mêmes résultats sont obtenus avec des polarisations négatives (D) et (E). Ceci est illustré figure 43, pour des polarisations de 0,2 Volts.

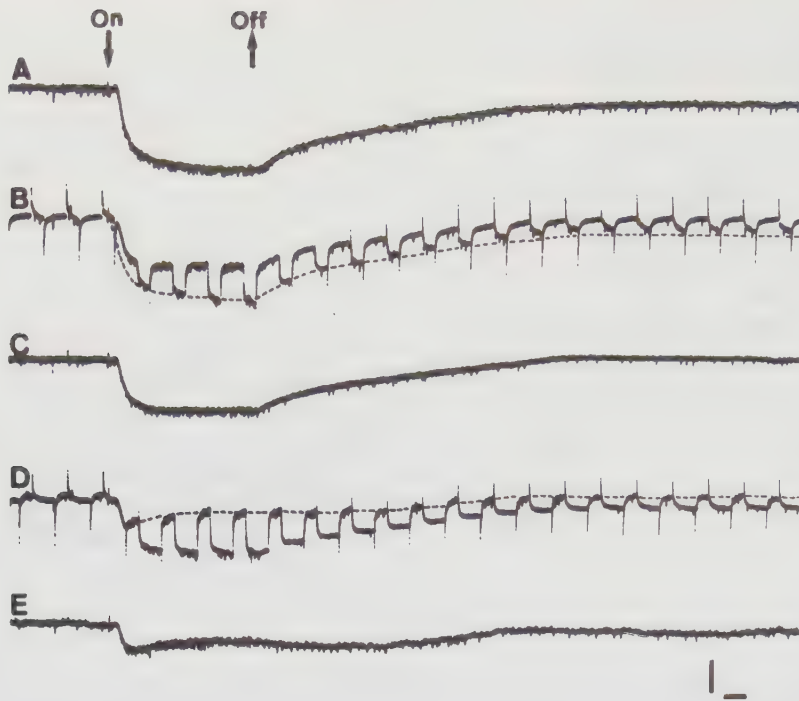


Fig. 43 - Effets comparatifs de courants polarisants appliqués sous une forme continue ou pulsée, sur le potentiel de récepteur des cellules olfactives d'une sensille de l'antenne du Triatome (type Ff1). Le stimulus olfactif (ammoniac), est appliqué pendant deux secondes.

En C - le P.R. est obtenu en l'absence de polarisation.

En B - Des courants anodiques de +0,2 volts, d'une durée de 200 millisecondes sont appliqués deux fois par seconde, le pont de Wheatstone est équilibré avant la stimulation olfactive.

En A - le même potentiel de +0,2 volts est appliqué de manière continue.

En D et E - les polarisations anodiques sont effectuées d'une façon semblable. Le tracé du P.R., enregistré sous l'effet d'une polarisation continue, est indiqué par une ligne en pointillé sur les enregistrements obtenus par chocs. Les résultats obtenus par chocs brefs, sont identiques à ceux observés par polarisation continue.

Il n'existe donc ni adaptation, ni électrophorèse marquée pendant le passage d'un courant continu. Etalonnage : 300 msec., 5 mV.

Il semble par conséquent que, pour ces récepteurs toniques, les résultats obtenus avec des polarisations de courte durée, soient identiques à ceux obtenus avec des polarisations prolongées ; aucune adaptation au courant polarisant ne se produit dans l'intervalle de temps considéré.

Dans le cas des mécanorécepteurs, il n'a pas été possible d'obtenir des tracés exploitables, car il est nécessaire d'utiliser des ondes rectangulaires très courtes, en raison de la faible durée de la composante phasique du P.R. D'autre part, un artéfact important apparaît toujours ; il est interprété comme le résultat d'une variation de résistance dès l'application du courant (GUILLET, 1974).

6 - Variations du P.R., lors de l'application de courants sinusoïdaux

Afin de mieux suivre les variations de résistance pendant le décours du P.R., nous avons alimenté le pont de Wheatstone avec des ondes sinusoïdales. Pour diminuer les effets dus à des capacités parasites au niveau de la micro-électrode, nous avons commencé par utiliser des fréquences basses (10 Hertz).

Avec les récepteurs olfactifs, nous arrivons fréquemment à équilibrer complètement le pont, c'est-à-dire à annuler le signal dans la branche AB (fig.44).

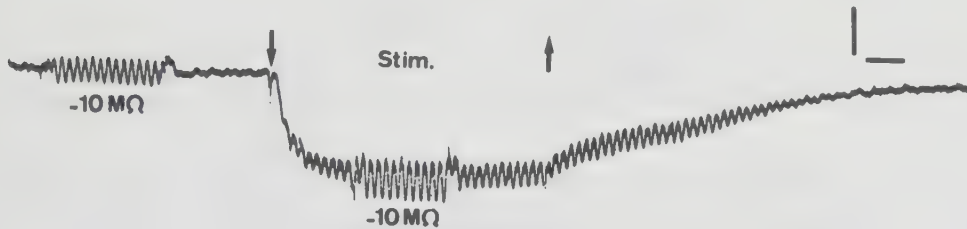


Fig. 44 - Démonstration des variations de résistance intervenant durant le P.R. Le pont de Wheatstone est alimenté avec un courant sinusoïdal de 10 Hertz. Avec un récepteur olfactif (type Ff1), un équilibrage avec une disparition complète du signal, est possible (ce qui n'est pas le cas à cette fréquence, pour des récepteurs tactiles). En court-circuitant une résistance test de $10\text{ M}\Omega$ le signal sinusoïdal réapparaît. Il réapparaît aussi progressivement durant le P.R. A ce moment un nouveau court-circuit de la résistance test de $10\text{ M}\Omega$ provoque une augmentation du déséquilibre du pont. Ceci montre que durant le P.R., la variation de résistance correspond bien à une diminution et qu'elle peut être estimée à $10\text{ M}\Omega$. Calibrage vertical: 5 mV; horizontal: 500 msec.

Dans ces conditions (fig. 44), lorsque nous stimulons la préparation, les ondes sinusoïdales réapparaissent et se greffent sur le P.R.; leur amplitude augmente progressivement et même souvent elle s'accroît encore très légèrement pendant la phase stationnaire du P.R.

Après l'arrêt de la stimulation, l'amplitude des ondes diminue progressivement jusqu'à disparaître complètement à nouveau lors du retour du potentiel au niveau de base. En comparant l'amplitude des ondes sinusoïdales durant le P.R., avec celles provoquées par le shunt d'une résistance test ($10\text{ M}\Omega$), il est possible d'estimer la diminution de résistance à 10 ou 20% de la valeur de la résistance totale, pour une stimulation maximale.

Alors qu'il est presque toujours possible d'équilibrer totalement le signal, dans le cas du récepteur olfactif, il n'en n'est pas de même avec les mécanorécepteurs. Pour ces derniers, avec une fréquence de 10 Hertz, il reste en général un signal résiduel de plusieurs millivolts (GUILLET, BERNARD & BOISTEL, 1971). Pendant une stimulation dans de telles conditions, il a cependant été possible, dans de rares expériences, d'observer une augmentation de l'amplitude du signal. La variation maximale comparée avec celle induite par le shunt d'une résistance test, est d'environ $2M\Omega$. Cette valeur représente une diminution de 20 à 30% de la résistance totale, lors d'une stimulation maximale naturelle. Mais dans la plupart des essais, à cette fréquence, on obtient lors du P.R., une diminution de l'amplitude des ondes sinusoïdales résiduelles. Si nous ne considérons qu'un pont de résistance, comme celui décrit (première partie, chapitre II, D), une variation de résistance, en plus ou en moins se produisant dans l'une des branches du pont, alors que l'équilibrage a été préalablement réalisé, ne peut se traduire que par une augmentation de l'amplitude du signal.

Pour expliquer l'existence d'un signal résiduel et sa diminution d'amplitude, apparemment anormale, nous sommes obligés d'admettre que des capacités interviennent dans le circuit (capacités membranaires ou parasites).

Dans un montage ainsi constitué de capacités et de résistances, on définit une pulsation W caractéristique du système, sa valeur correspond à l'inverse de la constante de temps. Lorsque la fréquence utilisée est éloignée de W , le calcul montre que les effets capacitifs sont négligeables. Le signal enregistré est en phase avec le signal appliqué, et par conséquent, l'annulation totale du signal, est possible à l'équilibre. C'est ce qui se passe dans la majorité des cas, pour la fréquence de 10Hz, avec le récepteur olfactif du *Triatome*.

Au contraire, lorsque la fréquence utilisée est proche de W , le terme capacitif ne peut plus être négligé, et l'existence d'un déphasage ne permet pas une élimination complète du signal, nous passons seulement par un minimum. Dans ces conditions, une chute de résistance entraîne une réduction du déphasage, ce qui se traduit par une diminution de l'amplitude du signal ; c'est ce que l'on observe en testant le mécanorécepteur du *Criquet*, à la fréquence de 10Hz (1).

(1) Comme le prévoit la théorie, pour des fréquences plus élevées nous nous écartons de la valeur W , et le déphasage devient négligeable. Ainsi en utilisant des fréquences de 100Hz, il est possible sur les mécanorécepteurs, d'annuler complètement un signal sinusoïdal au repos, et d'observer comme pour le récepteur olfactif, une nette augmentation d'amplitude pendant le P.R. (BERNARD & GUILLET, 1972).

C - DISCUSSION ET CONCLUSION PARTIELLE SUR LE POTENTIEL DE RECEPTEUR.

Pour étayer notre discussion, nous nous servons du schéma électrique équivalent, généralement admis pour les récepteurs. Nous y avons figuré le site d'initiation des influx après le corps cellulaire, son emplacement exact n'est pas connu, mais pour la suite de notre raisonnement, cela importe peu (fig.45).

Aux résistances membranaires, sont associées des capacités ; mais, en raison de l'absence de déplacements des éléments dans le cas des récepteurs olfactifs,

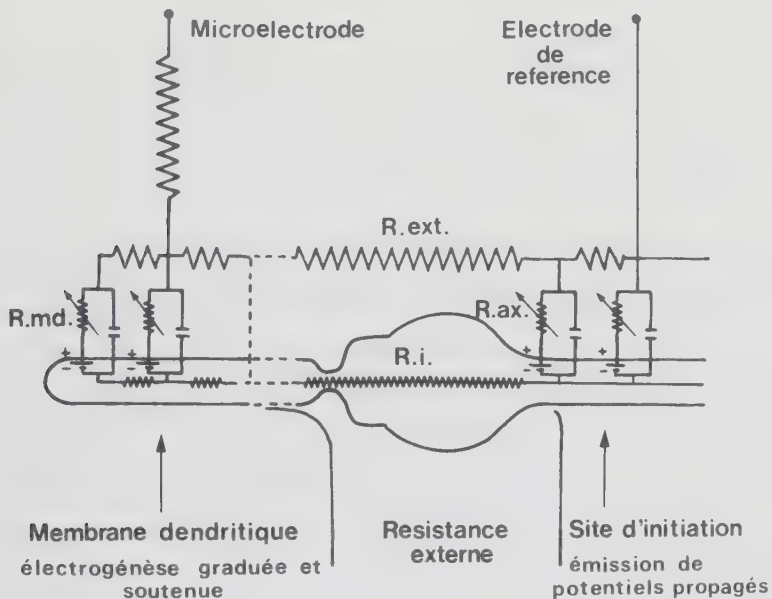


Fig. 45 - Schéma d'un neurone récepteur d'une sensille d'Insecte. Les éléments membranaires ont été figurés sous la forme simplifiée généralement adoptée pour les circuits équivalents. La constitution de la membrane dendritique (partie gauche), est telle, que le stimulus spécifique agit en modifiant la valeur de la perméabilité membranaire. Ce phénomène se traduit par une variation, en général une chute, de la résistance dendritique (R_{md}); il en résulte une électrogénèse graduée et soutenue. Cette variation de potentiel transmise électrotoniquement vers la région du site d'initiation des influx (partie droite), déclenche dans cette région où la membrane a des propriétés différentes, une émission de potentiels propagés. Ce schéma montre aussi qu'en reliant les deux électrodes à une source de tension, le courant passera en grande partie par l'intérieur du neurone, la résistance externe étant très grande. Si la microélectrode est anode (+) par exemple, le courant sera entrant au niveau dendritique (hyperpolarisation de cette membrane) et sortant dans la région axonique (dépotarisation d'où augmentation du rythme des influx).

et par analogie avec ce qui a été considéré pour le corpuscule de Pacini (KATZ, 1950), nous supposerons que la valeur des capacités varie peu lors d'une stimulation. Les valeurs relatives de la résistance interne R_i et de la résistance externe R_e , ont pu être appréciées lors d'expériences de stimulations électriques, au cours desquelles il a été constaté qu'un courant de 10^{-9} A, appliqué dans le sens microélectrode $\rightarrow$ électrode indifférente, déclenchait des influx. La valeur du courant seuil stimulant, étant voisine de celle utilisée pour déclencher des potentiels d'action au niveau d'axones isolés (PICHON & BOISTEL, 1966), nous pensons que la presque totalité du courant passe par la voie interne R_i , autrement dit que la résistance externe R_e est très grande. C'est grâce à l'existence de cette résistance élevée que nos enregistrements sont d'ailleurs rendus possibles.

WOLBARSH & DETHIER (1958), observent qu'il existe dans le cas des récepteurs gustatifs de la Mouche, une constriction ; ils supposent qu'elle est à l'origine de la résistance externe. Lorsqu'une telle résistance n'est pas visible, la présence des cellules annexes suffit à rendre compte de cette forte résistance.

Nous allons tenter d'expliquer les variations d'amplitude du P.R., en confrontant nos résultats, avec les interprétations proposées par divers auteurs ayant expérimenté dans des conditions comparables sur des photorécepteurs, des synapses neuroniques de Vertébrés, ou des mécanorécepteurs d'Insectes. LOEWENSTEIN & ISHIKO (1960), travaillent sur la portion dendritique contenue dans le corpuscule de Pacini, ils observent une augmentation d'amplitude du P.R. sous l'effet d'un courant entrant, et une diminution d'amplitude sous l'effet d'un courant inverse. L'interprétation de ces auteurs est la suivante : le transfert de charges produites durant la stimulation mécanique de la membrane réceptrice, est une fonction du gradient électrique de part et d'autre de la membrane ; aussi, l'augmentation du potentiel de membrane, entraînera une augmentation du P.R.

Dans nos expériences, les variations d'amplitude observées sous l'effet du courant, peuvent être expliquées de cette façon. En fait, le courant développe sur la résistance membranaire dendritique, un gradient électrique qui s'additionne algèbriquement au gradient électrochimique, pour modifier le potentiel de membrane.

Les variations de l'amplitude du P.R., montrent qu'une partie du courant entre dans le neurone, en empruntant la zone sensitive de la dendrite où naît la dépolarisation initiale. Ceci n'était pas évident à priori, car la dendrite relativement longue des chimiorécepteurs, présente différentes régions bien différenciées anatomiquement, et qui ne sont pas constituées nécessairement de portions membra-

naires possédant les mêmes caractéristiques physiologiques sur toute leur longueur. Le courant aurait pu pénétrer seulement au niveau de zones non actives, ou au niveau du corps cellulaire.

La technique de polarisation par courants rectangulaires brefs de faible amplitude, est utilisée pour étudier les variations de résistance de la membrane réceptrice par McREYNOLDS & GORMAN (1970) sur des photorécepteurs d'un Mollusque Lamellibranche. Ils montrent que, à la fois, les réponses dépolarisantes et hyperpolarisantes, sont associées avec une augmentation de la conductance membranaire.

D'une façon similaire, TOYODA & coll. (1969), travaillant sur les photorécepteurs de *Necturus* et *Gekko* et utilisant l'équilibrage d'ondes rectangulaires, concluent qu'il se produit un changement dans la résistance membranaire de la cellule durant un P.R. ; les hyperpolarisations induites par la lumière, sont accompagnées d'une augmentation marquée de résistance.

Dans les expériences que nous avons réalisées en utilisant une fréquence sinusoïdale appropriée pour les diverses sensilles, nous montrons que le P.R. est associé avec une diminution dans la résistance de la préparation.

Nous avons annulé et même inversé le P.R., sous l'influence de courants polarisants, nous approchons donc des valeurs du potentiel d'équilibre, car il est vraisemblable qu'il s'agit au niveau de la membrane dendritique, de modifications de perméabilité ionique. Malheureusement nous ne connaissons pas la valeur du potentiel de membrane, et pour cette raison, nous ne pouvons pas interpréter nos résultats en termes de potentiel d'équilibre, comme cela est possible par exemple dans le cas du motoneurone de Chat (COOMBS & coll., 1955), pour les PPSEs et les PPSIs.

Une autre hypothèse émise par THURM (1970b) tendrait à minimiser le rôle de la polarisation membranaire dendritique. Pour cet auteur, la cellule nerveuse et ses cellules annexes, constituent une unité fonctionnelle. La cellule trichogène, par l'intermédiaire d'une pompe électrogénique (probablement au K^+), fournit la plus grande partie de l'énergie du système, en apportant des charges positives dans l'espace vacuolaire autour de la dendrite ; cette pompe consomme de l'oxygène. La stimulation mécanique abaisse la résistance membranaire dendritique, livrant ainsi passage au flot d'énergie emmagasiné par la cellule trichogène.

De ce fait, la polarisation membranaire dendritique intervient peu dans les processus qui engendrent les courants. Ceux-ci sont seulement modulés par la

variation de la résistance membranaire dendritique.

Nous n'obtenons pas de différence de potentiel entre nos électrodes, lorsque le récepteur n'est pas stimulé, et nous n'avons pas constaté de modifications du P.R. sous l'effet d'un apport d'oxygène. Cependant, comme THURM, nous observons bien une augmentation du P.R. à la suite d'un apport de charges positives ; mais nous n'avons pas assez d'arguments pour discuter valablement l'hypothèse de THURM.

Il nous semble cependant assez difficile d'admettre que la dendrite baigne dans un milieu riche en K^+ .

Nos expériences apportent des éléments qui confirment les hypothèses généralement proposées pour l'interprétation des enregistrements obtenus en insérant une microélectrode à la base des sensilles d'Insecte.

Sous l'effet d'une stimulation spécifique, l'impédance de la membrane dendritique diminue ; les résultats obtenus sur un récepteur olfactif, se retrouvent sur les mécanorécepteurs malgré des résultats plus difficiles à interpréter. Nous montrons bien que dans de telles préparations, les deux électrodes sont extracellulaires, qu'il est possible de modifier le P.R. par l'emploi de courants polarisants, son amplitude pouvant être augmentée plus de trois fois ou au contraire réduite, et même inversée.

De telles polarisations indésirables peuvent apparaître au niveau des électrodes, en particulier avec des électrodes métalliques, si de grandes précautions ne sont pas prises pour les rendre impolarisables. Cela permet d'interpréter au moins en partie les P.R. dont l'amplitude est "exceptionnelle". De plus, sous l'effet de certains stimuli physiques (lumière, température...), d'éventuels potentiels de jonction peuvent varier ; il en résultera des modifications du P.R., non physiologiques, car elles sont provoquées par la présence de l'électrode.

La diminution de la résistance externe au neurone, sous l'effet de modifications de la composition et de la quantité de l'hémolymphe après une prise de nourriture et d'eau, est responsable de l'absence d'enregistrement ou de l'obtention de P.R. très peu amples chez les animaux venant de s'alimenter et de boire, (de se gorger de sang pour les Triatomes).

D - ETUDE DE L'AMPLITUDE ET DE LA FORME DES INFLUX

Les influx qui se greffent sur le P.R., ont dans la majorité des cas, un aspect caractéristique. La phase positive est prédominante dans les influx enregistrés sur les mécanorécepteurs du front du Criquet ; par contre, c'est essentiellement une seconde phase négative, ample et de longue durée, que l'on obtient sur les récepteurs olfactifs de type Ff du Triatome. Enfin, sur d'autres récepteurs olfactifs du même Insecte, il n'est possible d'enregistrer que de petits influx diphasiques. Sur la figure 46, les influx du tracé B sont diphasiques ; dans les enregistrements A et C, ils sont monophasiques mais de sens opposé.

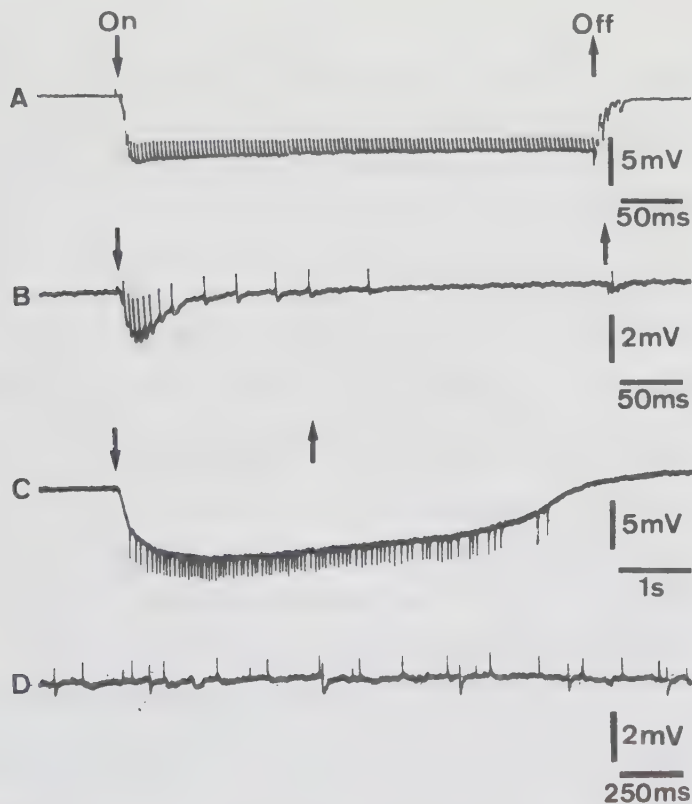


Fig. 46 - Réponses de quatre types de récepteurs sélectionnés pour la forme particulière de leurs influx. Une déflexion vers le bas pour les trois premiers enregistrements, correspond au potentiel de récepteur, la microélectrode devenant négative.

A - Récepteur phasico-tonique du front du Criquet: les influx sont monophasiques positifs.

B - Mécanorécepteur de la patte du Locuste: les influx ont une faible composante négative.

C - Récepteur olfactif (type Ff2) de l'antenne du Triatome: les influx ont une phase négative prédominante.

D - Enregistrement du rythme adapté des trois récepteurs d'une sensille coeloconique du Triatome (hygro-, xéro- et thermorécepteur). Des influx de formes différentes, peuvent donc être enregistrés à partir d'une même sensille.

Les influx en provenance des différents récepteurs d'une même sensille, peuvent être distingués par leur amplitude en général différente, mais aussi par leur forme. Ainsi dans les sensilles coeloconiques du Triatome (voir troisième partie, chapitre I, C), le récepteur dont le rythme est accéléré au sec, possède une deuxième phase négative plus importante que le récepteur réagissant à une augmentation d'humidité et présent dans la même sensille (fig.46, D).

WALDOW (1970), travaillant sur les sensilles coeloconiques de l'antenne du Criquet, indique aussi que le récepteur au sec et le récepteur à l'humidité, ont des influx qui se distinguent sur les enregistrements par leur forme caractéristique, mais c'est la cellule hygroréceptrice qui, dans ce cas, présente une deuxième phase plus accentuée.

De nombreux auteurs (MORITA & YAMASHITA, 1959 ; WOLBARSH, 1960 ; THURM, 1963 ; WOLBARSH & HANSON, 1965 ; BOECKH, 1967 ; LOFTUS, 1968 ; DETHIER & SCHOONHOVEN, 1969 ; YAMADA, 1971b), ont observé que les influx possèdent deux phases et que leurs amplitudes changent pendant une stimulation ; les interprétations proposées sont variées.

Dans de nombreux laboratoires, le but de la recherche est d'établir quelles sont les relations entre le stimulus et la fréquence des influx émis par le récepteur ; c'est sous cette forme que le message codé est transmis vers les centres. Les variations dans la forme des influx ne sont pas prises en considération ; il est alors possible d'utiliser des amplificateurs alternatifs à haut gain et de filtrer les phénomènes lents et le bruit de fond. Le P.R. est éliminé et les influx amplifiés et différenciés sur une ligne de base stable, seront ainsi traités plus facilement par divers appareils de comptage.

Notre but, dans cette partie de notre mémoire, est différent ; nous pensons que les variations de ces deux phases, reflètent les changements intervenant dans différentes régions du neurone. En les étudiant expérimentalement, nous avons un moyen d'approfondir la physiologie des cellules sensorielles d'Insectes.

Nous allons étudier tout d'abord l'évolution de la forme des influx pendant la dépolarisation déclenchée par le stimulus naturel.

Puis, nous modifions expérimentalement par l'intermédiaire de courants électriques, le potentiel de membrane du récepteur et nous examinerons les variations de la forme des influx pour différents niveaux de polarisation. Enfin, nous surimposerons des stimuli naturels à des polarisations électriques.

1 - Observation des réponses normales

a) - Variations individuelles

En testant un même type de sensilles sur des Insectes prélevés au hasard dans un élevage, les variations de l'amplitude des réponses obtenues, sont importantes. Ceci peut en partie être expliqué par des différences dans la situation de la pointe de la microélectrode par rapport à la cellule nerveuse, et, par l'importance de la lésion qu'elle provoque. Mais nous avons remarqué que, comme pour l'obtention des P.R., l'état physiologique de l'animal, est un des facteurs prépondérant, à l'origine de ces variations.

Quand sur quelques sensilles d'un Insecte, nous obtenons des réponses amples, il en sera de même pour toutes les autres sensilles du même animal. Mais inversement, il arrive que dans de bonnes conditions expérimentales, il soit impossible de dériver l'activité de l'une quelconque des sensilles d'un même Insecte. A certaines périodes de l'année comme cela a déjà été indiqué par WALDOW (1970), il est impossible d'obtenir des enregistrements corrects sur certains types de sensilles.

Nous avons remarqué que les enregistrements obtenus sont bien meilleurs sur des animaux privés d'eau quelques jours avant l'expérience ; non seulement les influx sont plus amples, mais ils demeurent observables avec les mêmes caractéristiques, plus longtemps.

La quantité et la composition de l'hémolymphe des Insectes, varient. Nous pensons qu'il faut entre les deux électrodes, une résistance externe à la cellule sensorielle, et que sa valeur ne doit pas être négligeable par rapport à la somme des résistances membranaires dendritique et axonique et de la résistance interne du neurone. Cette condition n'est pas nécessaire pour le fonctionnement, mais elle est indispensable pour l'enregistrement.

Les animaux utilisés sont donc à jeun et privés d'eau; pour les Triatomes, nous obtenons les meilleurs résultats sur de jeunes adultes n'ayant pas pris de repas depuis la mue imaginale.

b) - Variations pendant le P.R.

Les deux phases sont de signe opposé et elles interfèrent l'une sur l'autre, de ce fait il est souvent difficile de les analyser séparément à partir d'influx diphasiques.

On arrive mieux à étudier séparément les deux phases, en sélectionnant des récepteurs dont les influx présentent une phase nettement prédominante.

- *Composante positive :*

BOECKH (1967), DETHIER & SCHOONHOVEN (1969), indiquent que dans leurs expériences, la phase positive de l'influx, diminue lorsque l'amplitude du P.R. augmente. L'interprétation proposée, est que la cellule approche son rythme d'émission maximal et que la récupération de la dépolarisation est incomplète. Cette explication est insuffisante pour des fréquences faibles. De plus, deux facteurs sont à considérer : l'existence d'une deuxième phase qui, en apparaissant, altère la première ; et l'augmentation de la durée de la première phase pendant le P.R. (THURM, 1963). Ce dernier phénomène, dans des enregistrements en courant alternatif avec une faible constante de temps, va entraîner une différenciation de l'influx et éventuellement une diminution d'amplitude. Dans des enregistrements obtenus sur des sensilles de types divers où les influx sont monophasiques positifs ou légèrement diphasiques, nous observons toujours comme l'indique THURM (1963), une augmentation de la taille et de la durée des influx, quand le P.R. augmente (fig. 47). Cela s'observe aussi nettement sur plusieurs enregistrements illustrant le chapitre précédent (fig. 17, 30, 39).

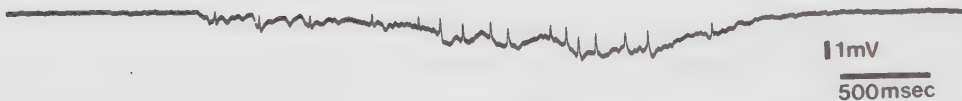


Fig. 47 - Cet enregistrement obtenu sur un mécanorécepteur de l'antenne (type Af) du Triatome, met en évidence l'augmentation de l'amplitude et de la durée de l'influx en rapport avec l'amplitude du potentiel de récepteur.
Etalonnage : 1 mV; 500 msec.

Nous avons vu au paragraphe B (6) (troisième partie, chapitre II), que pendant le P.R., nous mettons en évidence une chute de résistance interprétée comme une diminution de la résistance dendritique membranaire, consécutive à une augmentation de sa perméabilité ionique. La résistance électrique passant par l'intérieur de la cellule, entre la microélectrode et la zone où sont initiés les influx, est donc plus faible. Nous allons voir que cette explication n'est

d'ailleurs pas la seule qui permette d'interpréter l'augmentation de l'amplitude.

- *Composante négative :*

Les enregistrements effectués sur les sensilles olfactives de type Ff2 de l'antenne du Triatome, présentent une activité en l'absence de toute stimulation, et, si l'on s'en réfère aux différentes amplitudes des influx, au moins quatre unités en général, sont actives. Ces potentiels sont à première vue monophasiques négatifs, leurs caractéristiques sont cependant fort différentes de celles des potentiels propagés enregistrés habituellement au niveau des axones des Insectes (BOISTEL & CORABOEUF, 1954).

En fait, si nous examinons les potentiels avec un gain élevé, nous discernons dans la plupart des cas une très faible et brève phase positive (100 μ V environ), précédant une rapide variation de potentiel négative qui atteint 2,5mV pour les influx les plus amples. Le temps mis pour atteindre l'amplitude maximale, est de l'ordre de 2 millisecondes, mais le retour au niveau de base s'effectue beaucoup plus lentement (20 à 25 msec.). Un temps de 7 msec. est nécessaire pour que la diminution d'amplitude soit des 2/3 de la valeur maximale.

Ce type de potentiels que l'on enregistre d'ailleurs aussi pour de faibles stimulations sur les mécanorécepteurs de l'antenne du Triatome (voir fig. 13), est en fait diphasique, mais avec une deuxième phase qui est nettement prédominante.

Les récepteurs de ces sensilles réagissent à divers composés présents dans la sueur (voir troisième partie, chapitre I, B). Pour les études de physiologie générale, dans cette partie comme dans la précédente relative au potentiel générateur, nous utilisons de l'air chargé de gaz ammoniac et de vapeur d'eau. En général pour des études sur l'olfaction, on s'efforce d'obtenir des stimulations à front raide. Ici (fig. 48), en utilisant un faible débit (0,5 litres par minute) et des canalisations longues et non purgées, nous avons obtenu un P.R. graduel, la dépolarisation s'installant lentement ; il est ainsi plus facile de suivre l'évolution de la forme des différentes phases des influx, pendant l'établissement du P.R.

Dans ces conditions, nous observons une diminution progressive, puis une disparition complète de la seconde phase négative.

La première phase positive, au contraire, apparaît et augmente progressivement d'amplitude ; elle atteint une valeur maximale lorsque la deuxième phase a disparu.

L'examen des enregistrements et les courbes de la figure 48 nous montrent

clairement que la première phase est progressivement démasquée lors de la diminution progressive, puis de la disparition, de la seconde composante. Pendant le maximum de la dépolarisation, nous notons la persistance d'influx

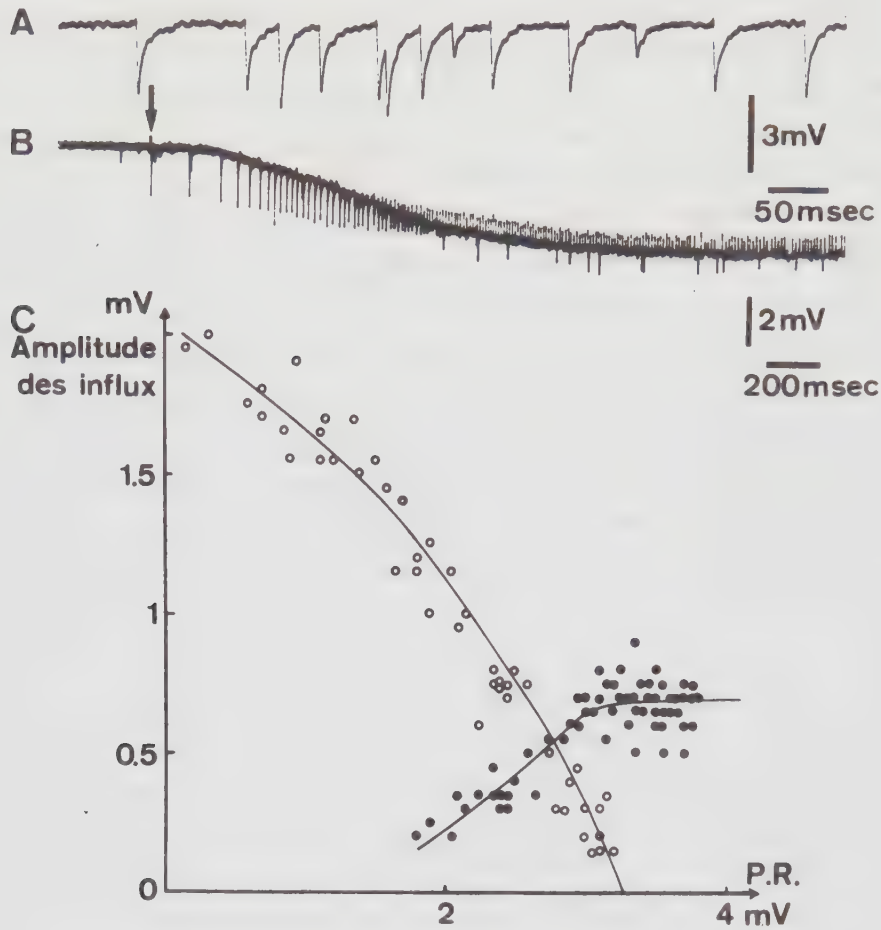


Fig. 45 - Enregistrements et courbes montrant les changements dans les deux phases des influx en relation avec le potentiel de récepteur, dans le cas d'un récepteur olfactif (type Ff2) stimulé par de l'ammoniac dans de l'air humide.

A - L'activité de base montre que les influx sont diphasiques avec une très petite composante positive (parfois inexistante) et une seconde phase ample et de longue durée. Trois unités au moins sont actives.

B - En soumettant cette sensille à un stimulus olfactif intense, mais progressif, nous observons une diminution de l'amplitude de la seconde phase qui finit par s'annuler, tandis que la première phase apparaît et augmente progressivement de taille. Lorsque le potentiel de récepteur est maximal, des influx négatifs apparaissent encore non affectés par la dépolarisation, ils proviennent d'une autre unité de la sensille.

C - L'amplitude des deux phases est exprimée en fonction du voltage du potentiel de récepteur (cercles creux: phase négative; cercles pleins: phase positive). La première phase cesse de croître lorsque l'amplitude de la seconde s'est annihilée.

avec une phase négative ; ils proviennent d'une cellule non affectée par le stimulus.

Ceci montre que ce ne sont pas les conditions d'enregistrement qui ont varié, mais qu'il faut rechercher l'origine des variations observées, dans des modifications de la physiologie des seuls neurones stimulés.

Pour certains auteurs, l'absence de la première phase était interprétée comme résultant d'une détérioration de la cellule sensorielle ; cette hypothèse ne peut plus être maintenue.

Nous pensons que les potentiels d'action engendrés au niveau du site d'initiation, se propagent d'une part vers les centres, et que d'autre part, ils envahissent la dendrite ; c'est aussi l'hypothèse émise par MORITA & YAMASHITA (1959) et YAMADA (1971b). La microélectrode permet un enregistrement externe de cette invasion antidromique des potentiels d'action.

Cette phase négative, en se combinant algébriquement avec la première composante positive, va réduire sa durée et son amplitude, et parfois même la masquer complètement.

2 - Effets des polarisations, sur la forme et l'amplitude des influx

a) - Stimulation électrique seule

Il est possible de déclencher une activité au niveau d'un récepteur, en le stimulant électriquement par l'intermédiaire de l'électrode d'enregistrement, au moyen d'un montage en pont de Wheatstone (GUILLET & BOISTEL, 1968). Pour déclencher une augmentation d'activité, ou pour obtenir des influx à partir d'une préparation silencieuse, la microélectrode doit être positive par rapport à l'électrode indifférente.

La figure 49 illustre les résultats obtenus sur le récepteur olfactif (type Ff2) du Triatome ; la partie gauche des tracés permet d'observer les effets d'une stimulation électrique seule.

Malgré le nombre élevé des cellules activées (4 ou 5), nous constatons que, pour chaque unité, l'amplitude de la phase négative, croît d'une manière considérable au fur et à mesure que l'intensité du courant augmente, la microélectrode étant anode.

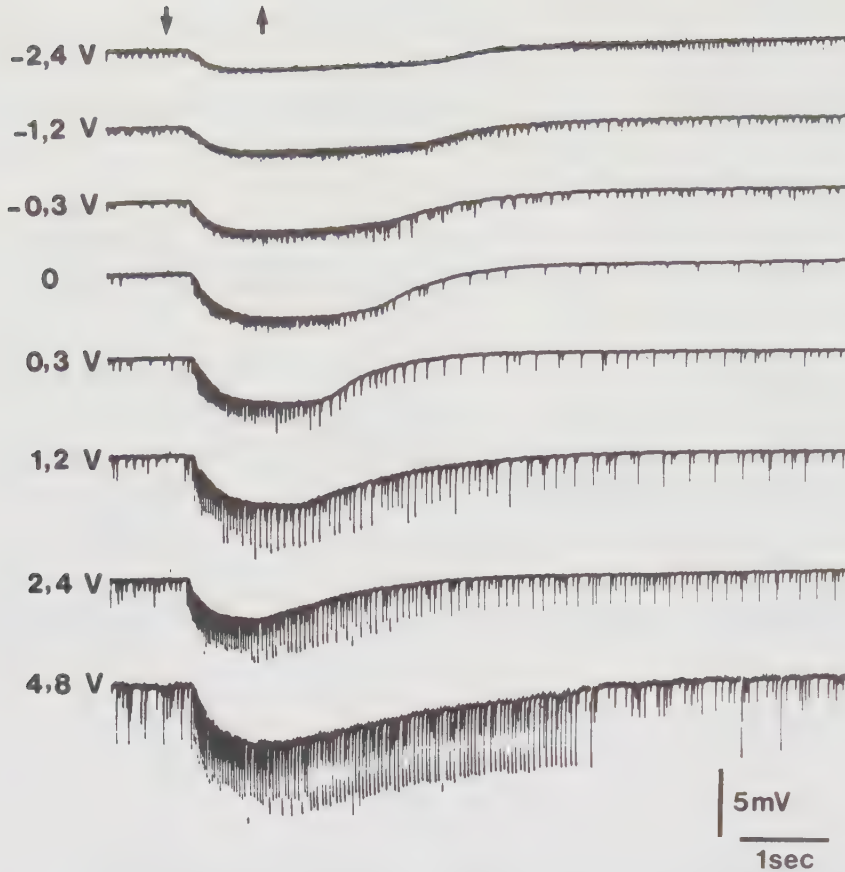


Fig. 49 - Récepteur du type (Ff2) stimulé, entre les flèches, par de l'air en équilibre avec une solution d'ammoniaque à 1/2500 environ.

Un montage en pont de Wheatstone permet de polariser et d'enregistrer par la même microélectrode.

Ligne 0 - Aucun courant ne traverse la préparation.

Pour les autres tracés, nous indiquons le voltage appliqué. Pour les tracés du haut, la microélectrode est cathode (-); pour les tracés inférieurs, la microélectrode est anode(+).

L'amplitude de la seconde phase (négative) des influx, augmente lorsque le courant est entrant au niveau dendritique, le potentiel de récepteur est également plus ample.

Cette augmentation d'amplitude obtenue avec un courant entrant au niveau de la membrane dendritique, donc pour une hyperpolarisation, apporte un argument supplémentaire en faveur de l'hypothèse de l'origine dendritique de la deuxième phase.

Des résultats semblables ont été obtenus sur des récepteurs ne possédant qu'un neurone (mécanorécepteurs du Criquet) et où il ne peut y avoir de doute c'est bien la deuxième phase des potentiels en provenance d'une même cellule, qui augmente d'amplitude.

Sur ces récepteurs, une autre observation a pu être faite (GUILLET & BERNARD, 1972). Pour une certaine intensité critique de stimulation, nous avons noté quelques

disparitions brutales de la grande deuxième phase entre deux influx voisins, les potentiels étant cependant encore légèrement diphasiques. Pour une intensité plus élevée, tous les influx deviennent parfaitement monophasiques positifs et leur durée, n'étant plus altérée par la seconde phase, augmente.

b) - Stimulation naturelle pendant une polarisation

La figure 49 illustre une de ces expériences réalisées sur un récepteur olfactif du Triatome. Nous retrouvons pour chaque niveau de polarisation, les résultats obtenus pour une stimulation naturelle, en particulier une diminution de taille de la seconde phase, et le démasquage de la première phase lorsque la dendrite est tellement dépolarisée que la seconde phase disparaît.

Nous pouvons observer aussi que la seconde phase non seulement retrouve son amplitude de départ pendant la phase de retour du P.R., mais elle la dépasse ; ceci est particulièrement net sur les tracés (2,4 et 4,8V, fig. 49).

On peut interpréter ce phénomène par une rectification de la membrane dendritique ou peut-être en admettant une électrophorèse et une augmentation de la concentration en sodium du milieu extracellulaire.

Nous ne pensons cependant pas que les phénomènes d'électrophorèse, invoqués ici, soient à eux seuls responsables de l'existence de la seconde phase ; en effet, cette phase existe pour des dérivations obtenues en l'absence de tout courant polarisant et avec des microélectrodes métalliques.

Les mécanorécepteurs phasicotoniques du front du Criquet, qui présentent dans les conditions naturelles une première phase ample, permettent (ce qui n'est pas possible sur les récepteurs olfactifs du Triatome), de suivre l'évolution de la taille des influx monophasiques positifs, pendant une stimulation électrique surimposée à une stimulation naturelle.

Au départ (ligne 0 fig. 50), le mécanorécepteur est maintenu déplacé de sa position d'équilibre :

- la résistance membranaire dendritique est très réduite ;
- l'appel de charges de cette dendrite dépolarisée, entraîne une diminution du potentiel de membrane et une émission d'influx dans la région du site d'initiation ;
- les influx sont monophasiques positifs et sans seconde phase.

Si des courants polarisants sont appliqués dans ces conditions :

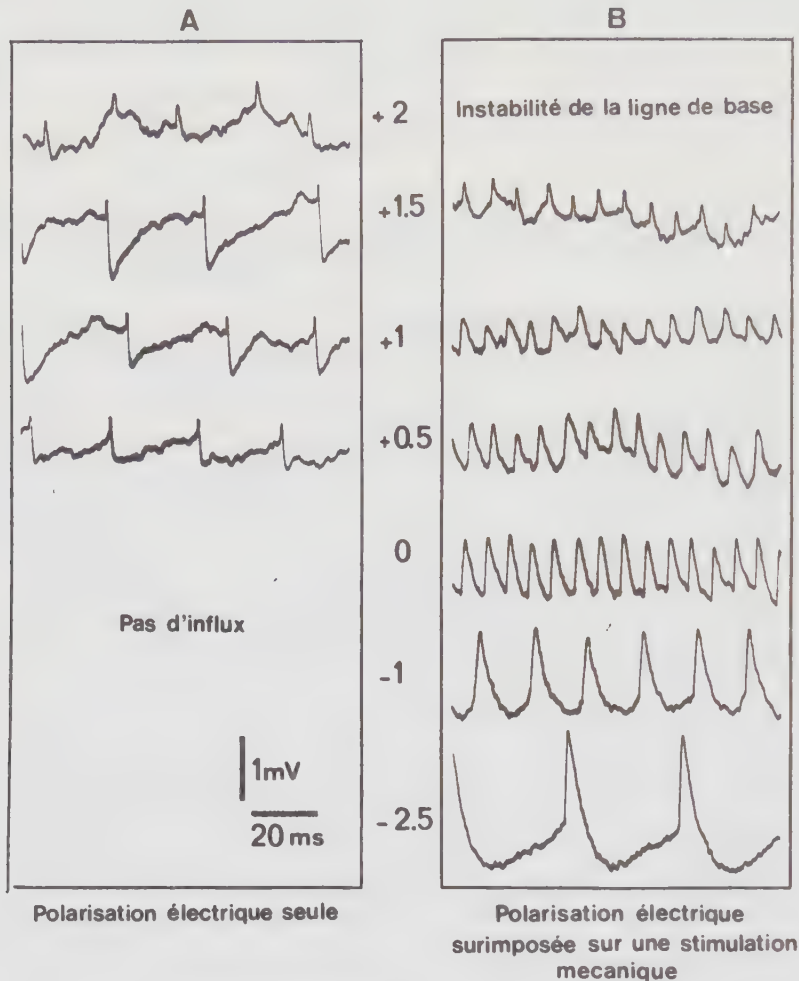


Fig. 50 - Changements de la forme et de l'amplitude des influx en provenance d'un mécanorécepteur phasico-tonique du front du Criquet, lors de polarisations électriques (GUILLET & BERNARD, 1972).

A - Le récepteur n'est pas stimulé mécaniquement.

B - La sensille est maintenue couchée.

En A - La microélectrode étant anode, le passage du courant déclenche des influx diphasiques; l'amplitude de la seconde phase augmente progressivement; cette phase disparaît pour des intensités plus élevées. Il n'y a pas d'influx en l'absence de polarisation, les mécanorécepteurs n'ont pas en général de rythme de base au repos. Les courants appliqués ne déclenchent pas d'influx si la microélectrode est négative.

En B - En l'absence de courant (ligne 0), la stimulation mécanique détermine une activité importante constituée d'influx monophasiques positifs. Pour des voltages plus élevés du courant entrant (microélectrode positive), l'amplitude de la phase positive décroît, mais il n'apparaît pas de phase négative. Pour des courants sortants peu intenses (microélectrode cathode), la phase positive augmente d'amplitude, mais le rythme diminue (il s'arrête même pour des intensités plus élevées). Les potentiels appliqués sont exprimés en volts, mais la résistance de la préparation est réduite sous l'effet de la stimulation mécanique en B; les intensités correspondantes, aux mêmes niveaux de polarisation, sont donc différentes en A et en B.

- *Microélectrode anode* (+0,5 à +2 fig.50, B)

Le rythme des influx ayant déjà atteint sa valeur maximale, n'augmente pas ; la taille des influx diminue. Mais, contrairement à ce que l'on observe sur un récepteur non stimulé mécaniquement et soumis seulement à la polarisation électrique (tableau A, fig. 50), il n'y a pas de deuxième phase négative.

L'interprétation proposée est la suivante : le courant est entrant au niveau dendritique, mais la résistance de cette membrane est considérablement réduite par la stimulation mécanique, la tension développée par le courant est insuffisante pour repolariser la membrane et lui permettre d'être à nouveau envahie antidromiquement par les influx ; il n'y a donc pas de seconde phase.

Ce courant est sortant dans la région du site d'initiation, l'accentuation de la dépolarisation dans cette région entraîne une diminution de l'amplitude de la phase positive.

- *Microélectrode cathode* (-1 à -2,5 fig.50, B)

Le rythme des influx diminue mais leur amplitude augmente considérablement. Au niveau dendritique, la dépolarisation induite par un courant sortant, s'ajoute à celle induite par la stimulation mécanique. Au niveau du site d'initiation des influx, le courant entrant repolarise la membrane, ce qui explique en partie l'augmentation de l'amplitude des influx.

Deux autres facteurs viennent encore s'ajouter, ce qui permet d'interpréter la taille exceptionnelle de ces influx :

- les conditions d'enregistrement sont améliorées puisque la résistance dendritique membranaire est encore plus faible ;
- il y a de plus, diminution de l'inactivation sodique au niveau du site pendant que la membrane préalablement dépolarisée, retrouve son niveau d'équilibre (THURM, 1962).

E - DISCUSSION ET CONCLUSION PARTIELLE SUR LES VARIATIONS DE FORME ET

D'AMPLITUDE DES INFLUX

Les faits observés peuvent être résumés ainsi :

1 - Suivant les récepteurs, les influx sont plus ou moins diphasiques. La première phase positive est brève ; la seconde, négative a une grande durée. Dans les cas extrêmes, la première ou la seconde phase, manque.

2 - Pendant une stimulation naturelle durant le P.R., la première phase est plus apparente, alors que la seconde diminue d'amplitude.

3 - Pour des polarisations électriques :

- la microélectrode étant anode :

le rythme augmente, la deuxième phase augmente d'amplitude, la première phase diminue d'amplitude et se trouve masquée par la seconde phase ; pour des intensités élevées, la deuxième phase disparaît brusquement.

- la microélectrode étant cathode :

le rythme diminue, la seconde phase disparaît, la première phase s'accroît.

4 - Pendant une stimulation naturelle surimposée à une stimulation électrique :

- Pour un récepteur olfactif, la seconde phase diminue puis augmente, lors de la phase de retour du P.R.

- Pour un mécanorécepteur, qui dans les conditions normales n'a pas de seconde phase, elle n'apparaît pas et pour une stimulation, la microélectrode étant cathode, l'influx monophasique augmente d'amplitude.

Ces observations expérimentales et les interprétations proposées, sont regroupées sur trois lignes dans la figure 51.

- Sur la ligne centrale, nous schématisons les influx tels qu'ils sont enregistrés.

- Sur la ligne supérieure, la phase positive est interprétée comme enregistrée dans la région du site d'initiation des influx et par l'intermédiaire d'une résistance membranaire dendritique plus ou moins importante.

- Sur la ligne inférieure, la phase négative est considérée comme une invasion de la dendrite par l'influx, elle n'est obtenue que lorsque la dendrite n'est ni trop dépolarisée, ni trop hyperpolarisée.

- La ligne zéro correspond à l'état de repos d'un type de récepteur ; pour un autre type, cette ligne est plus à gauche (mécanorécepteurs du Criquet), ou plus à droite (récepteurs olfactifs du Triatome).

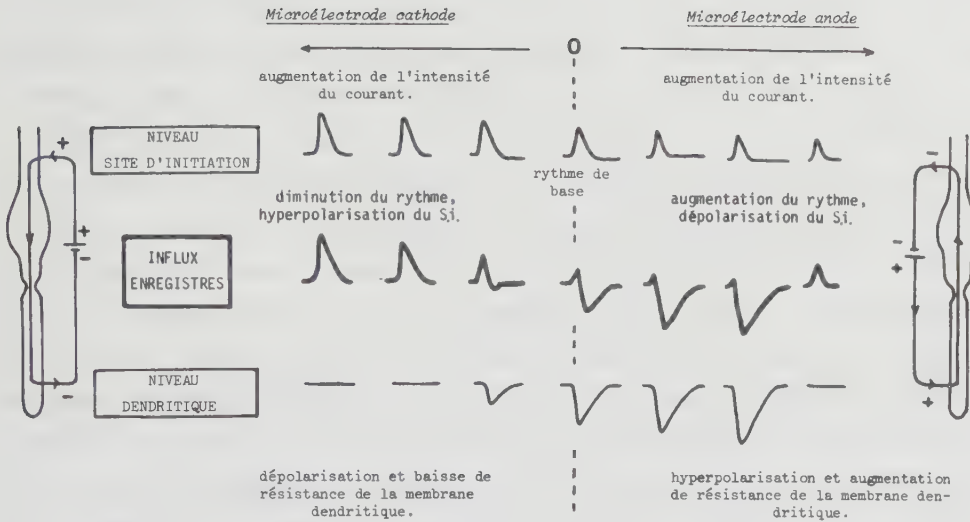


Fig. 51 - Interprétation des variations dans la forme des influx enregistrés sur des récepteurs au repos, ou soumis à des courants polarisants.

- Les tracés de la ligne centrale sont ceux réellement enregistrés en insérant une microélectrode à la base d'une sensille; au centre l'influx diphasique est obtenu en l'absence de courant polarisant.
 - Pour les tracés figurés de part et d'autre, nous augmentons l'intensité du courant; vers la droite la microélectrode est anode, vers la gauche elle est cathode.
 - Les tracés de la ligne supérieure indiquent quelles sont les variations dans la taille des influx en provenance du site d'initiation et enregistrés par l'intérieur du neurone.
 - Les tracés de la ligne inférieure correspondent à l'envahissement de la dendrite (dont la membrane est plus ou moins polarisée), par les influx, l'enregistrement est externe.
- D'un type de récepteur à l'autre, le niveau de repos (ligne en pointillé) se trouve déplacé vers la gauche (récepteur tactile du criquet), ou vers la droite (récepteur olfactif du Triatome).

Les interprétations que nous venons de schématiser, reprennent des idées énoncées par divers auteurs, nous avons déjà donné quelques explications au cours de l'exposé des résultats. Nous allons examiner quelles sont les hypothèses complémentaires qui ont été formulées et quels sont les points les plus mal précisés.

- La première phase positive

Pour YAMADA (1971b), la première phase correspond à l'enregistrement des courants d'appel de charges, produits lors de chaque émission d'un influx, par le site d'initiation. Elle serait alors analogue à la première composante d'un potentiel d'action, enregistré en provenance d'un nerf, par une électrode située à une certaine distance de la zone active.

L'augmentation d'amplitude observée pendant la stimulation naturelle, pouvant être expliquée par un déplacement du site d'initiation vers l'électrode, la région active se rapprochant de l'électrode, les courants sont plus intenses. En situant ainsi le site d'initiation à la base de la dendrite, et en admettant qu'il se déplace vers une zone de plus en plus dépolarisée, la taille des influx positifs, devrait décroître ; or, elle augmente et c'est au maximum du P.R., donc de la dépolarisation, que leur amplitude est maximale. L'interprétation proposée par WOLBARSHT dès 1960, cadre mieux avec nos résultats. Pour cet auteur, le site d'initiation est loin de la pointe de la microélectrode, au delà de l'importante résistance externe, et le chemin électrique le plus court, passe par l'intérieur de la cellule. Ainsi tout se passe comme si le potentiel d'action était enregistré par l'intérieur, d'où son sens positif. Dans ces conditions, l'augmentation d'amplitude peut être due : soit à un rapprochement du site d'initiation qui demeure cependant au delà de la résistance externe, soit à une diminution de la résistance membranaire dendritique ; les deux phénomènes peuvent exister en même temps.

THURM (1963), considère que l'augmentation de la taille de la première phase pendant une stimulation, résulte essentiellement du décalage et de la disparition progressive de la seconde phase qui la masquait. Il arrive à cette conclusion, après une étude des variations du temps de montée des influx et de la durée de la première phase. Il pense que ces phénomènes révèlent une inactivation sodique, provoquée par la forte dépolarisation induite par le P.R.

Pour cette même raison, la conduction antidromique de la seconde phase sera ralentie, ce qui permet un démasquage de la première. Cette hypothèse permet bien d'interpréter les résultats observés lors d'une stimulation naturelle (fig.48). Un des points les plus difficiles à préciser, demeure la localisation exacte du site d'initiation des influx.

- La seconde phase négative

La plupart des auteurs qui se sont intéressés à cette phase, s'accordent pour la considérer comme d'origine dendritique, et l'interprètent comme l'enregistrement par électrode externe, d'un potentiel antidromique. Nous avons vu que son amplitude diminue progressivement jusqu'à s'annuler, lorsque la dendrite est dépolarisée. Par contre, elle augmente au fur et à mesure que la dendrite est hyperpolarisée, pour disparaître brutalement lorsqu'un certain niveau est atteint.

Le fait que cette phase négative varie comme le P.R., est en faveur de son origine dendritique. La disparition brutale de la seconde phase, qui est absente sur un ou deux potentiels d'une salve et réapparaît sur les suivants, s'interprète mal en admettant un déplacement du site d'initiation.

Le phénomène d'échappement en "tout ou rien" pour des hauts niveaux de polarisation, nous fait plutôt supposer que la zone dendritique active, est assez limitée. Cette petite portion dendritique isolée du reste du neurone par la forte résistance externe, peut être comparée au noeud de Ranvier des nerfs de Vertébrés, isolé du suivant par la gaine de myéline. Durant la conduction saltatoire, le noeud est envahi en bloc ; de la même façon, nous pouvons considérer que cette portion dendritique répond comme une entité lorsqu'elle est soumise à un appel de charges suffisant. Ceci n'est possible toutefois, que lorsque son potentiel de membrane se trouve naturellement (cas du récepteur olfactif du Triatome), ou a été artificiellement amené (cas du mécanorécepteur du Criquet), à un certain niveau de polarisation.

Nous n'avons pas de renseignements sur le corps cellulaire lui-même, il est possible que son potentiel de membrane varie comme le potentiel dendritique, avec en plus, la possibilité d'être envahi par les influx, lorsqu'il est dans un certain état de polarisation. Cette hypothèse permettrait d'interpréter le fait que le courant polarisant peut permettre l'obtention de grands P.R. avec des petites deuxième phases (fig. 42), ou au contraire des grandes deuxième phases sur des P.R. peu augmentés (fig. 49).

CHAPITRE III.

ELECTROPHYSIOLOGIE DES RECEPTEURS DES STYLETS

A - LES RECEPTEURS DES STYLETS MANDIBULAIRES

Nous avons vu que chaque organe stylogène mandibulaire renferme dix cellules sensorielles, dont cinq seulement possèdent des dendrites longues allant jusqu'à l'apex du stylet.

1 - Rythme de base

En l'absence de toute stimulation, si la pointe du stylet plonge dans du liquide physiologique, nous pouvons dénombrer au moins cinq unités actives : deux de grande taille, une petite et deux d'amplitude moyenne (fig.52).

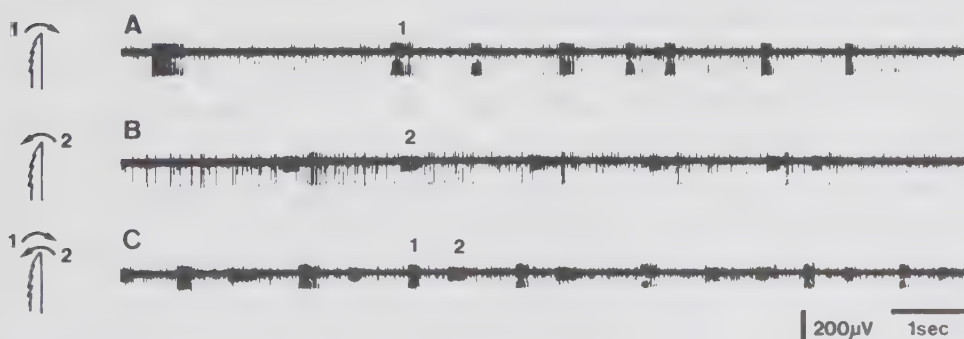


Fig. 52 - Enregistrement sur le nerf sensitif, des récepteurs des stylets mandibulaires. Le nombre des unités actives est difficile à établir avec certitude, nous l'avons estimé à 5. Nous effectuons ici des stimulations mécaniques.

En A - Une unité de grande amplitude s'active à chaque poussée sur le stylet vers l'intérieur (sens1).

En B - Une unité d'amplitude moyenne s'active pour un écartement du stylet vers l'extérieur (sens2).

En C - Le stylet est déplacé alternativement dans le sens 1, puis 2, plusieurs fois.

Dans ces conditions, lorsque deux influx conduits dans deux fibres différentes passent en même temps ou presque, au niveau des électrodes réceptrices, on enregistre un potentiel qui a une amplitude voisine de la somme de ses composants. Ceci rend très difficile le dénombrement exact des influx. De plus, l'activité de fibres de très petite taille, peut passer inaperçue.

2 - Stimuli chimiques

Des solutions glucosées, des solutions salines diverses et même des gouttes de sang frais, peuvent être additionnées au liquide physiologique baignant le stylet, sans produire de modifications notables du rythme de base. Les stimulations chimiques rencontrées par un stylet dans les conditions normales, sont donc sans effet. Cependant, si la pointe du stylet dépassant le rostre d'une fraction de millimètre, est maintenue quelques instants dans l'air avant son immersion, ceci entraîne une augmentation d'activité ; mais il s'agit là d'un phénomène consécutif à la dessiccation.

3 - Stimuli mécaniques

Une pression sur la pointe, ou une courbure légère du stylet vers l'axe médian tendant à la rapprocher de l'autre mandibule, produit une réponse phasicotonique des deux unités de grande taille. Un mouvement inverse d'écartement ou de traction, provoque une activité des unités moyennes. Ces dernières sont aussi activées par le déplacement d'un petit objet à l'intérieur de la gouttière creusée sur la face interne du stylet.

Ainsi comme nous pouvons le constater sur la figure 52, nous obtenons des salves très nettes des grandes unités, pour des déplacements rapides vers l'axe médian. Le retour du stylet à sa position de repos, n'entraîne aucune modification de rythme. Pour activer un autre groupe de neurones, il est nécessaire d'effectuer un déplacement de la pointe du stylet, en sens contraire.

4 - Action de variations de température

Des modifications lentes de la température du liquide baignant le stylet, n'activent pas de façon nette, le rythme des unités. Cependant, une

élévation de température, augmente considérablement la sensibilité des récepteurs. Un petit déplacement de la pointe du stylet, déclenche deux ou trois influx à 20°C, mais produit une salve très nette à 30 ou 35°C. Nous aurons l'occasion de discuter plus longuement les effets de ces deux facteurs physiques et nous proposerons une interprétation de leur mode d'action.

B - CONCLUSION PARTIELLE

Les stylets mandibulaires, sont donc innervés par cinq neurones dont la fonction est mécanoréceptrice. Nous n'obtenons pas d'enregistrement de l'activité des cinq autres neurones à dendrite courte, nous savons que le diamètre de leurs axones est beaucoup plus faible ; nous ne pouvons donc préciser leur fonction. Vu leur situation au niveau de l'organe styligène, nous pouvons supposer qu'ils ont aussi des fonctions mécanoréceptrices et qu'ils répondent lors de déformations se produisant à ce niveau.

C - LES RECEPTEURS DES STYLETS MAXILLAIRES

Chaque stylet renferme trois neurones dont les dendrites vont jusqu'à l'apex. Sur le nerf, nous enregistrons trois types de potentiels d'action dont les amplitudes sont nettement distinctes : une grande unité G (500 μ volts), une moyenne M (200 μ volts) et une petite P (100 μ volts). Ces amplitudes varient évidemment un peu d'une préparation à l'autre, mais les rapports entre les unités, restent les mêmes (fig. 53, A).



Fig. 53 - Activité des trois unités du stylet maxillaire.

En A - La pointe du stylet est déplacée à l'aide d'un micromanipulateur commandé manuellement.

En B - Des stimulations brèves (0,5 msec.) et répétitives (4 par seconde) sont appliquées à l'extrémité du stylet par l'intermédiaire d'un haut parleur. Nous déclenchons à chaque fois une salve d'activité en provenance de l'unité de grande amplitude.

Ainsi, nous disposons d'une préparation relativement facile à mettre en place, qui survit dans de bonnes conditions plusieurs heures et dont les trois neurones ont des influx d'amplitudes nettement distinctes. Ces conditions favorables, nous ont permis d'effectuer une étude quantitative des effets de l'humidité relative et de la température en utilisant une unité de comptage.

Dans un travail ultérieur (BERNARD & PINET, 1973), en nous servant des mesures précises fournies par l'étude ultrastructurale, et de la particularité qu'ont les neurones de ces stylets, d'avoir une dendrite longue (10mm), nous avons été amené à discuter de l'éventualité de la conduction d'un influx dendritique.

Comme le nerf maxillaire a une longueur suffisante (2mm) pour permettre la pose de quatre électrodes, nous avons aussi effectué des stimulations antidromiques dans le but de localiser la région du site d'initiation des influx (chapitre V).

1 - Stimuli chimiques

Les stylets maxillaires étant des pièces buccales, dès que la preuve de leur innervation a été faite, nous avons supposé, par analogie avec ce qui existe chez les autres Insectes, que les récepteurs avaient une fonction gustative.

Procédant comme pour les stylets mandibulaires, nous avons testé divers produits dans la gamme de ceux qui peuvent agir sur le stylet lors de la recherche de vaisseaux sanguins.

Si le stylet baigne dans du liquide physiologique, l'adjonction de solutions saline ou sucrée à diverses concentrations, de sang frais, ne modifie pas le rythme de base. Même des solutions de chlorure de potassium trois fois moléculaires sont sans effet, ce qui montre à notre avis, qu'il n'y a pas de pores et que les organes ne sont pas des chimiorécepteurs.

2 - Stimuli mécaniques

Dès nos premières expériences, nous avons constaté que les moindres attouchements de la pointe du stylet, modifiaient le rythme des influx. Nous avons réalisé de nombreux dispositifs pour déplacer et déformer sous divers angles, cette petite soie de quelques microns de diamètre que nous faisons dépasser de cent microns environ à l'extrémité du rostre (PINET, BERNARD & BOISTEL, 1969).

a) - Réponse de l'unité P

Cette unité est activée lorsque nous augmentons le rayon de courbure des stylets.

- Si le mouvement est effectué rapidement et si nous maintenons le stylet déformé pendant plusieurs minutes, nous constatons (fig. 54), que la réponse est de type phasicotonique. A l'activité importante du début, succède un rythme adapté qui se maintient à une fréquence relativement stable, pendant plusieurs minutes.

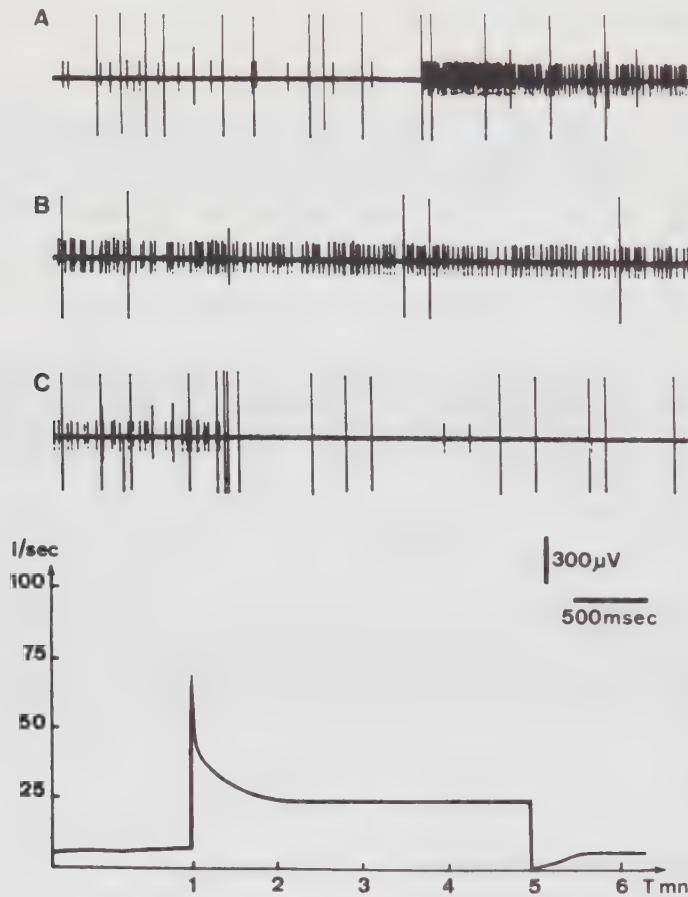


Fig. 54 - Réponse phasico-tonique de l'unité P à une augmentation du rayon de courbure du stylet.

A - Début de la déformation, (indiquée par une flèche).

B - 30 secondes après.

C - Fin de la stimulation au bout de quatre minutes (indiquée par une flèche)

La courbe traduit l'évolution de la fréquence des influx en fonction du temps.

- Si au contraire, nous augmentons lentement et progressivement le rayon de courbure des stylets, nous obtenons (fig. 55), un rythme qui augmente progressivement.

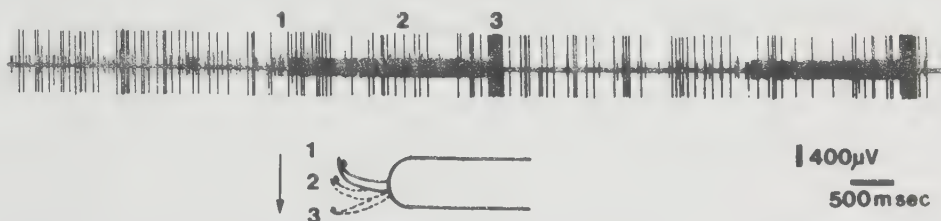


Fig. 55 - Une baguette de verre, en contact avec le stylet et déplacée de 1 vers 3, augmente de plus en plus le rayon de courbure du stylet; il en résulte un accroissement progressif de l'activité de l'unité P. En 3, lorsque la baguette passe au niveau de la pointe du stylet, nous obtenons une salve de l'unité G. Le contact étant rompu, le stylet reprend sa position de départ mais le rythme de l'unité P est bloqué; celui-ci ne retrouve sa valeur initiale qu'au bout de quelques secondes.

Dans chaque cas, lors du retour aux conditions de départ, nous observons une phase silencieuse.

Nous obtenons aussi une diminution de rythme de l'unité P, allant jusqu'au silence, lorsque nous courbons les stylets maxillaires droit ou gauche vers l'intérieur.

Un tel type de réponse au niveau des récepteurs, s'observe classiquement chez de nombreux Invertébrés et Vertébrés. Les différences d'un récepteur à un autre, portent sur sa sensibilité, l'existence ou non d'un angle mort ou zone de non réponse, la durée et l'importance de la phase d'adaptation.

b) - Réponse des unités G et M

Le récepteur G dont le potentiel est de grande amplitude, est beaucoup plus sensible aux stimulations mécaniques, que les deux autres récepteurs. Un mouvement même d'une durée très brève (0,2 msec.), produit par un quartz piézo-électrique, permet d'obtenir en réponse, une salve de un à quatre influx (voir chapitre V).

Les récepteurs G et M répondent de façon antagoniste : ce qui active l'un, inhibe l'autre.

c) - Etirement et compression

Le stylet étudié étant rendu solidaire à son extrémité, d'une petite anse métallique, lorsque nous effectuons de légères tractions sur le stylet, l'unité M s'active et l'unité G cesse de répondre. Les réactions sont inverses, lorsque nous soumettons le stylet à de légères poussées (fig. 56).

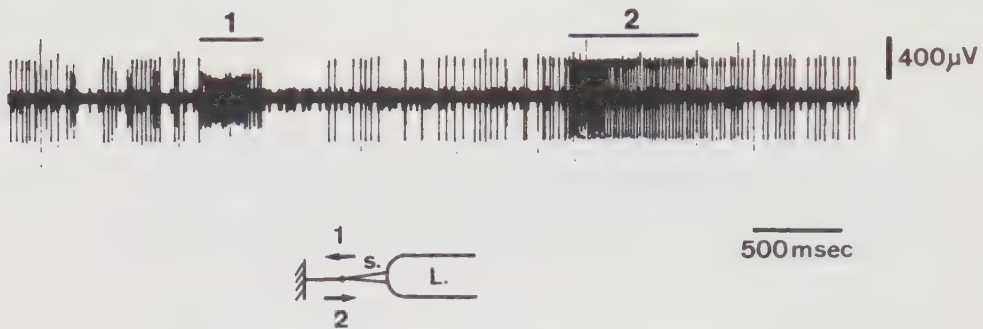


Fig. 56 - Une traction (sens 1), exercée sur le stylet, augmente le rythme de M et bloque celui de G. Une poussée (sens 2), augmente le rythme de G.

d) - Mutilation du stylet

La zone de sensibilité des stylets maxillaires, n'est pas limitée à leur extrémité. Si nous effectuons une section de la partie distale, éliminant ainsi un ou plusieurs millimètres, après une phase d'excitation transitoire, nous retrouvons un rythme de base peu différent de celui du départ. Nous continuons à obtenir des réponses pour des stimulations mécaniques, la sensibilité est cependant moindre.

3 - Action des courants d'air, à différentes humidités relatives

En soufflant à la bouche, sur la pointe du stylet dépassant l'extrémité du rostre, nous activons fortement de manière phasicotonique, l'unité G.

Pour savoir quels sont les facteurs physiques qui interviennent dans cette stimulation, nous avons étudié l'action de jets d'air dont nous avons modifié l'humidité, la température et la vitesse.

Les stimulations par de l'air humide, d'une structure qui, dans les conditions normales de vie de l'Insecte, se trouve toujours dans le labium baignée par la salive ou dans les tissus d'un Mammifère, peuvent paraître artificielles. Mais, comme les réponses observées étaient nettes, nuancées et reproductibles des heures durant, nous en avons entrepris une analyse quantitative à l'aide d'un appareil de comptage.

De plus, les observations de Triatomes, nous montrent que l'Insecte sort parfois ses stylets dans l'air, surtout lorsqu'il est manipulé ou maintenu en contention.

Après cette étude quantitative, montrant l'importance des variations du degré hygrométrique de l'air comme stimulus, nous discuterons l'éventualité de l'utilisation des stylets comme hygrorécepteurs, par l'Insecte.

Nous allons au cours de ce travail, essayer de voir quelle est la part respective des trois facteurs : humidité, température et vitesse de l'air et proposer une interprétation de leur mode d'action.

a) - Humidités relatives différentes ; température constante

Dans ce type d'expérience, la température de l'air est maintenue aussi proche que possible de celle de la salle, le débit est constant (100 litres par heure), ce qui correspond à une vitesse de 100cm/sec. dans notre montage.

- Unité G :

La figure 57 montre les résultats obtenus. L'unité G a une activité phasicotonique sous l'influence de l'air humide, cette activité diminue au fur et à mesure que la teneur en eau de l'air, s'abaisse. La phase de montée de la réponse, c'est-à-dire la période pendant laquelle le nombre de potentiels d'action par unité de temps, augmente, s'étale sur environ 600 millisecondes à 20°C. Cette durée assez brève, nous a permis d'effectuer nos expériences en limitant la durée du stimulus à 3 secondes. Les courbes correspondant à ces résultats et obtenues avec un appareil de comptage, sont représentées figure 58.

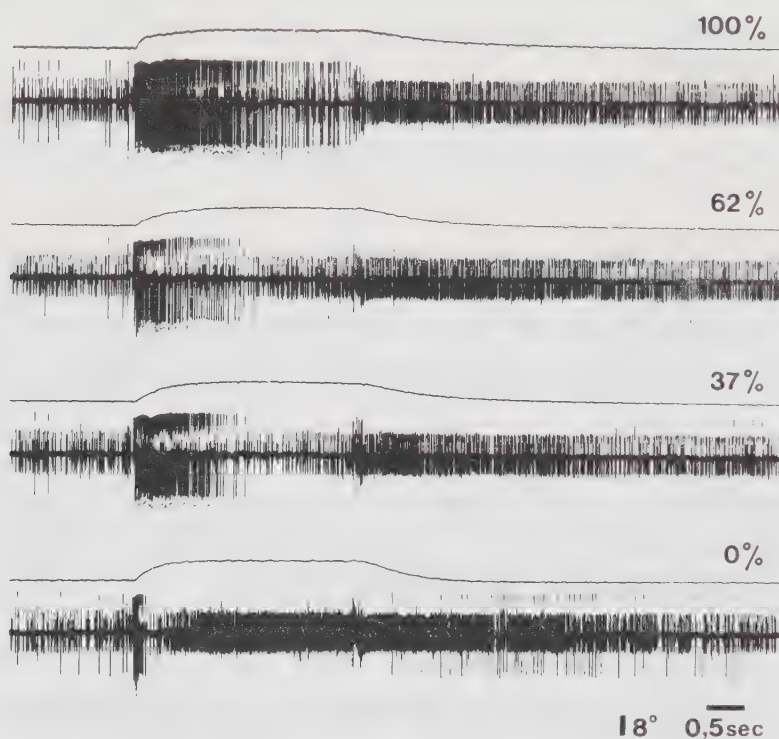


Fig. 57 - Les quatre enregistrements ont été obtenus sur une même préparation. La température du courant d'air est de 29°C; l'H.R. est, de haut en bas, de 100, 62, 37 et 0%. La vitesse de l'air est maintenue constante (100 cm/sec.). La réponse de l'unité G, phasico-tonique, pour de l'air saturé d'humidité, devient de plus en plus phasique et de plus en plus faible au fur et à mesure que la teneur de l'air en eau diminue; pour de l'air sec, nous n'obtenons que quelques influx au moment de la mise en mouvement de l'air, mais nous observons, par contre, une réponse importante lors du retour aux conditions de la pièce (H.R.: 48% et température: 21°C). L'unité M, qui est pratiquement silencieuse pendant la stimulation à 100% d'H.R., s'active avant la fin de la stimulation dans les autres cas et cela d'autant plus tôt que l'air est plus sec. Lors du retour aux conditions de la pièce, l'activité est encore accrue; cet effet est dû à la baisse de température plutôt qu'à la variation d'humidité.

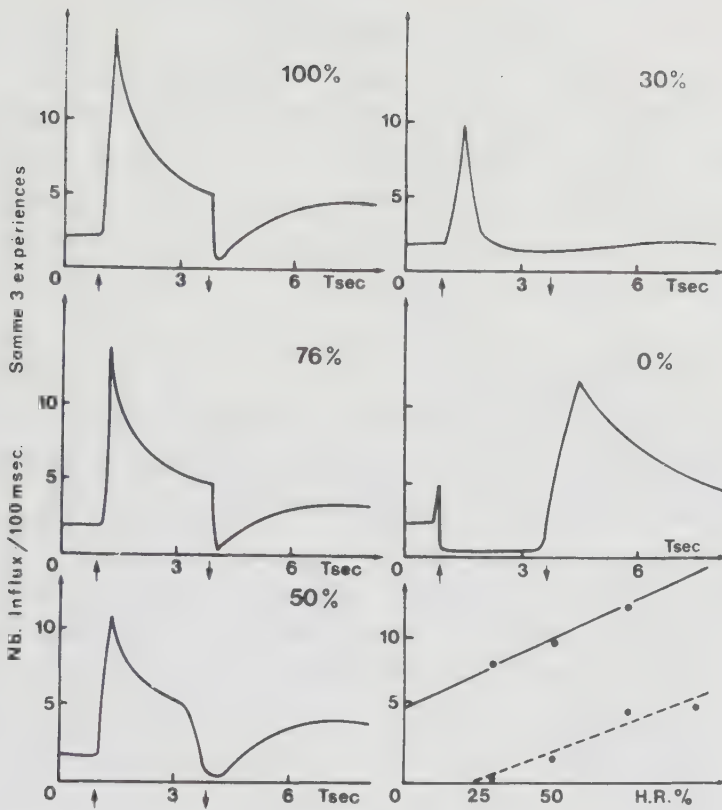


Fig. 58 - Variation du rythme de l'unité G. La préparation est adaptée aux conditions de l'air ambiant (température: 22°C et H.R.: 52%). Elle est stimulée par des courants d'air à différentes H.R. La durée de la stimulation est toujours la même (3sec.), la température du courant d'air est de 22°C et sa vitesse 100 cm/sec. Ces courbes sont obtenues directement à l'aide de l'appareil de comptage. Il s'agit d'une analyse séquentielle par intervalles de temps de 100 msec et nous effectuons pour chaque courbe la somme de trois expériences réalisées dans des conditions identiques sur la même préparation. La courbe, en bas à droite, indique, en traits pleins, le rythme maximum atteint 600 msec. après la stimulation et, en traits interrompus, le niveau au bout de 3 sec. de stimulation.

Lorsque nous stimulons le récepteur avec de l'air sec, ou du moins à très basse hygrométrie, nous observons un arrêt de l'activité de l'unité G pendant toute la durée de la stimulation. A l'arrêt de l'air sec, la préparation se trouve ramenée à l'humidité de l'air de la pièce, celle-ci se situant selon les jours, à des valeurs comprises entre 48 et 56% d'H.R. Nous observons lors du retour, une bouffée d'activité.

- Unité M :

Cette unité a un rythme qui augmente au fur et à mesure que la teneur en eau de l'air, diminue ; c'est donc un fonctionnement inverse de celui de l'unité G. De plus, ses variations d'activité sont progressives, le rythme maximum est atteint d'autant plus vite, que l'air est plus sec. Ainsi, l'unité M est accélérée immédiatement lorsque l'air est sec à 0% d'H.R. A 100%, si la stimulation dure peu, nous observons une diminution et souvent même un arrêt total du rythme de l'unité M ; mais, si cette stimulation est maintenue, l'activité reprend et s'établit parfois à un niveau supérieur au niveau de base. Pour des valeurs intermédiaires, les augmentations du rythme s'établissent avec un retard et s'accroissent progressivement. Lors du retour aux conditions initiales, le ralentissement ne s'effectue que lentement et dure de 10 à 20 secondes (fig. 59 & enregistrements de la fig.57).

Le rythme d'activité des deux unités, est donc influencé de façons opposées, par la teneur en eau de l'air: G a une activité qui est augmentée à l'arrivée d'air plus humide, M a un rythme qui est accéléré en présence d'air sec.

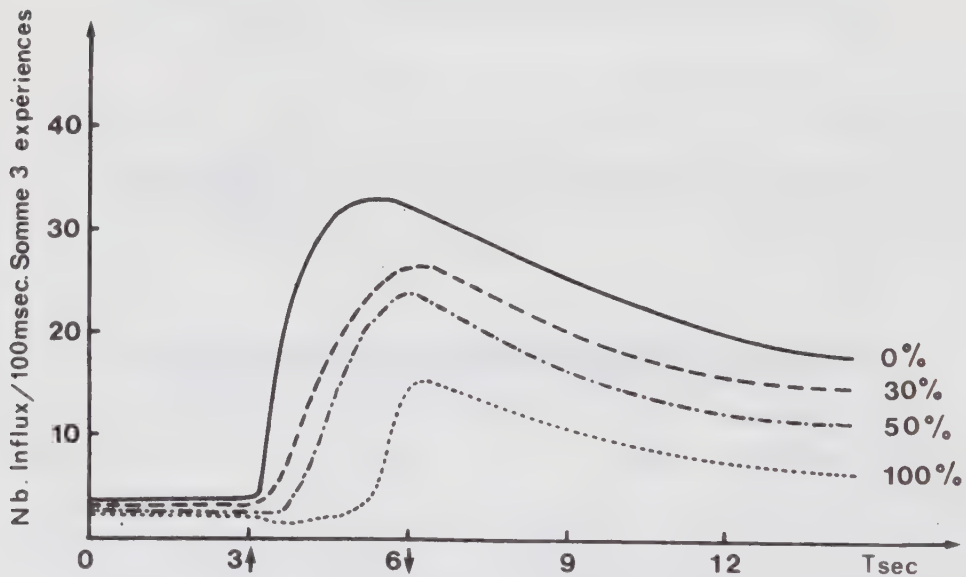


Fig. 59 - Activité de l'unité M sous l'effet d'un courant d'air animé d'une vitesse de 100 cm/sec à la température de 21°C, mais à différentes H.R. Cette unité est d'autant plus activée que l'air stimulant est plus sec. Avec de l'air à 100% d'H.R. nous notons une diminution légère d'activité au début de la stimulation et une augmentation du nombre des influx au bout de 2 sec.; cette augmentation est immédiate avec de l'air sec.

b) - Action d'un courant d'air humide, à différentes températures

La quantité maximale d'eau, que peut contenir un mètre cube d'air, varie en fonction de la température. Entre de l'air saturé à 18°C, et de l'air saturé à 30°C, la quantité d'eau varie du simple au double (15,2 et 30 grammes respectivement). Les deux facteurs : humidité relative et température, sont liés et, sauf à 0%, tout changement de température modifie l'humidité relative.

- Unité G :

+ *Humidité relative fixe, variations de la différence de température:* (fig. 60). Nous profitons du cas particulier à 0%, pour effectuer une première série d'expériences simples. Nous avons vu que, lorsque le stylet est soumis à un jet d'air sec, l'activité de l'unité G, cesse ; ceci se produit quelle

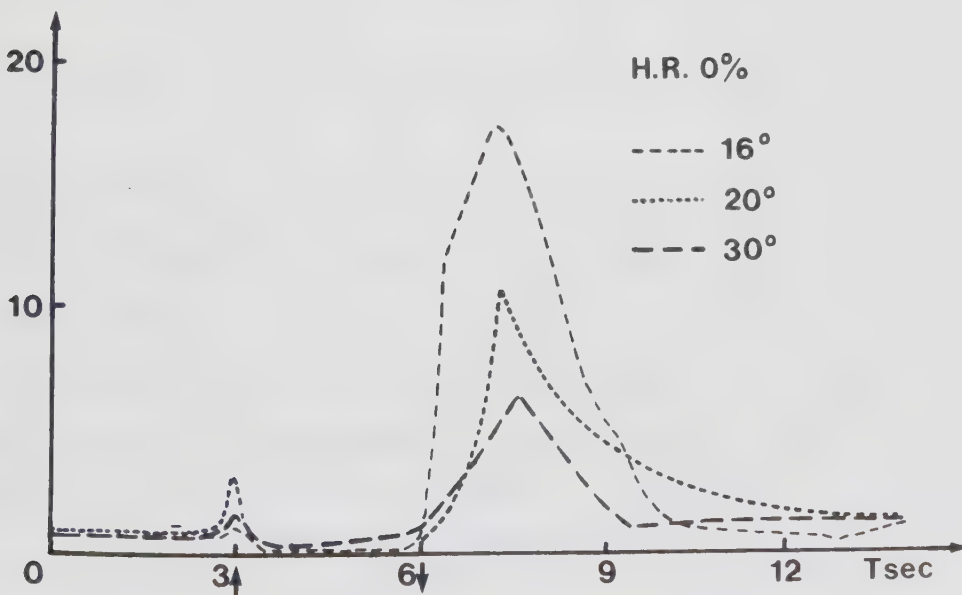


Fig. 60 - Action d'un courant d'air non saturé et d'un courant d'air sec à différentes températures sur l'activité de l'unité G. Pour une stimulation effectuée avec de l'air sec (H.R. 0%), quelle que soit la température, nous n'observons pas d'activité pendant la stimulation. La bouffée qui survient après la fin du courant d'air est d'autant plus marquée que la température était plus basse. Le petit pic observable au début de la stimulation par air sec correspond à la somme des artéfacts produits par le relai, mais aussi à quelques potentiels de l'unité G déclenchés par la mise en mouvement de l'air.

que soit la température de l'air, mais, lors de l'arrêt de la stimulation, le stylet retrouve les conditions ambiantes (52% d'H.R. et 22°C par exemple) et l'unité G donne une bouffée d'activité. Nous pouvons travailler avec de l'air sec à la température de la pièce, de l'air sec plus froid à 16°C, ou plus chaud à 30°C, la variation d'humidité sera toujours la même de 0 à 52%, seule la température change. Nous constatons (fig. 60) que la réponse de l'unité G, est plus importante lorsque le stylet se réchauffe, c'est-à-dire quand il passe de 16°C à 22°C, que lorsque la température ne varie pas (22°C à 22°C). Par contre, la réponse est plus faible si la température baisse de 30°C à 22°C.

Lors d'une stimulation par une variation d'humidité maintenue fixe, l'activité de l'unité G est modifiée positivement par un accroissement de température, et négativement par une baisse. Dans cette expérience, c'est la température d'arrivée qui a été choisie comme constante. Dans la série suivante, c'est la température de départ qui sera identique d'une expérience à l'autre.

+ Variations de l'humidité absolue et de la température, à humidité relative saturante :

Les variations du rythme de cette unité G, sous l'effet d'une stimulation par de l'air humide à différentes températures, sont représentées (fig. 61).

Pour des températures supérieures à celles de la pièce, la réponse pour des stimulations par de l'air saturé, est d'autant plus importante que la température est élevée. A ce stade, une telle expérience est difficile à interpréter, car nous modifions en même temps deux facteurs : la masse d'eau contenue dans l'air et la température de l'air. Pour cette raison, dans le paragraphe suivant, nous examinerons la réponse de l'unité G, non plus en fonction de l'humidité relative exprimée en pourcentage de la quantité d'eau présente dans de l'air saturé à la température considérée, mais en humidité absolue.

+ Variations de l'activité en fonction de l'humidité absolue, à différentes températures :

Nous allons examiner la réponse de l'unité G en fonction de l'humidité absolue, exprimée par le nombre de grammes d'eau au mètre cube. La figure 62 nous montre trois segments de courbe établis de cette façon ; nous avons relié les points obtenus pour des stimulations à une même température. A chaque température, l'air saturé contient un nombre de grammes d'eau par mètre cube, qu'il n'est pas possible de dépasser (voir première partie, chapitre II, D). Cette valeur est d'autant plus faible, que la température

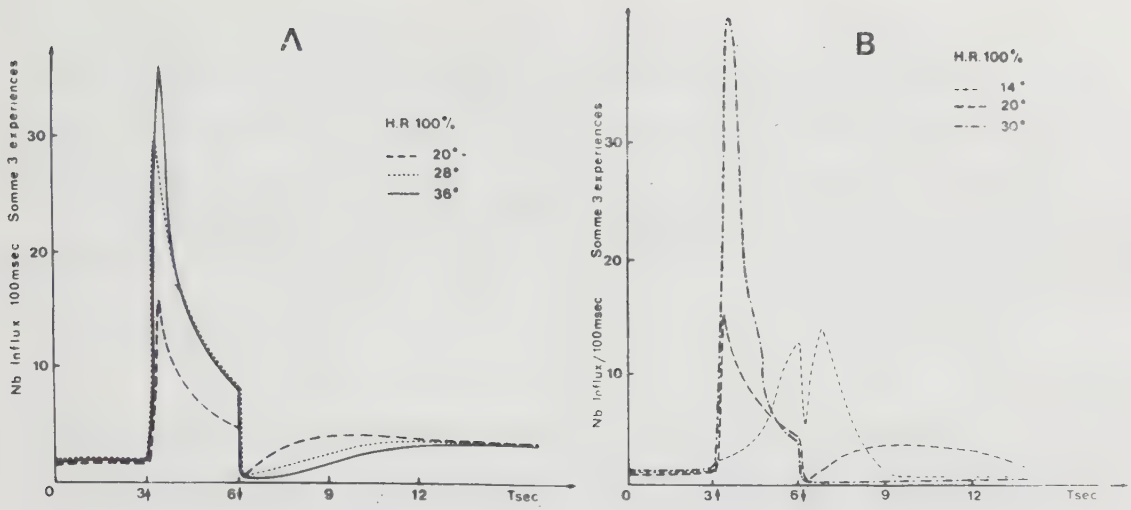


Fig. 61 - Action d'un courant d'air saturé à différentes températures, sur le rythme de l'unité G. La réponse de type phasico-tonique est plus importante à température élevée. A 14°C, la vitesse d'établissement de la réponse est lente, de plus, la différence d'humidité absolue (en g d'eau par m³) est faible (12 g pour 100% à 14°C, 8,5 g pour 48% à 20°C). La réponse après la stimulation à 14°C est difficile à interpréter, mais des phénomènes de condensation existent peut-être aussi.

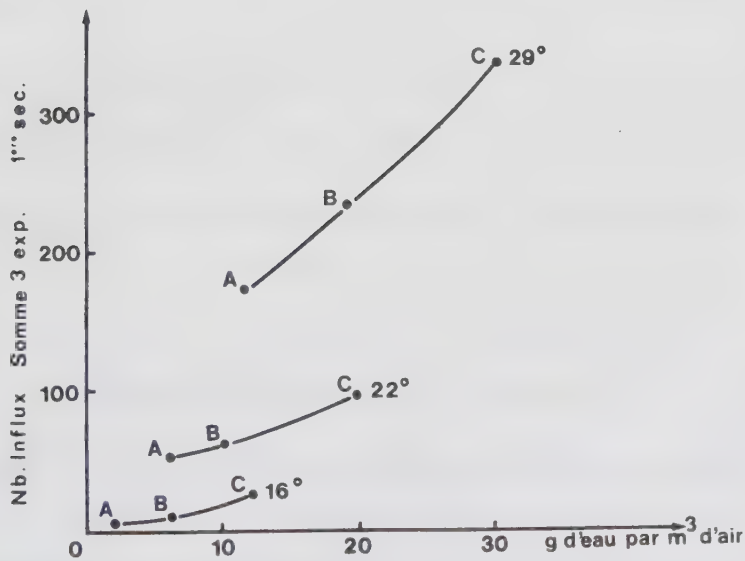


Fig.62 - L'humidité en grammes d'eau par mètre cube, est portée en abscisse. En ordonnée, nous indiquons le nombre d'influx obtenu pour trois expériences pendant la première seconde de stimulation, ce qui correspond à la portion phasique de la réponse. Pour un même nombre de grammes d'eau par mètre cube d'air, la réponse de l'unité G est plus importante à haute qu'à basse température. Les points C correspondent à des humidités relatives de 100% pour les trois températures. Les points B correspondent à 76% d'H.R. à 29°C, 51% d'H.R. à 22°C, 40% d'H.R. à 16°C. Les points A correspondent à 40% d'H.R. à 29°C, 30% d'H.R. à 22°C et 8% d'H.R. à 16°C.

est basse. D'autre part, lorsque la teneur en eau est faible, la réponse de l'unité G devient très phasique. Nous constatons que, pour une valeur d'humidité absolue de 12 grammes d'eau par mètre cube, nous avons 9 potentiels d'action par seconde si la température est de 14°C ; 23 influx par seconde si elle est de 22°C et 58 influx par seconde pour 30°C. Il apparaît aussi nettement, que la pente de la courbe de réponse est d'autant plus grande que la température est plus élevée.

- Unité M :

L'activité de cette unité est beaucoup plus difficile à étudier, la détermination de son nombre d'influx par seconde, demande un double passage dans notre appareil de comptage, avec des réglages de seuils souvent délicats. Nous ne pouvons utiliser que des expériences où les rapports de tailles entre les trois unités, sont favorables.

Les réponses de l'unité M sont assez variables d'une préparation à l'autre, nous pensons que cela est dû à la forme en gouttière du stylet. Si ce dernier sort plus ou moins du labium, la quantité d'eau retenue dans la gouttière par capillarité, varie.

Si le stylet est mouillé avec du liquide physiologique, une première stimulation par de l'air sec, donne une réponse faible ou nulle ; il faut attendre la troisième stimulation pour avoir des réponses reproductibles.

Les réponses de l'unité M, pour des stimulations par air sec (0%), ou par air saturé d'humidité (100%), à trois températures différentes, sont représentées figure 63.

Pour 100% d'humidité relative à 30°C, nous obtenons un arrêt d'activité, celle-ci reprend cependant avant la fin de la stimulation. A 22°C, nous obtenons seulement un ralentissement du rythme de base. A 14°C, l'activité est augmentée, l'air saturé à cette température ne contient que 12 grammes d'eau par mètre cube, alors que l'air de la salle à 52% d'humidité relative et à 22°C en renferme déjà 10 grammes.

Si nous considérons le stimulus air humide, l'augmentation de rythme est plus importante à basse température qu'à température élevée. Mais pour cette unité, étant donné que l'assèchement provoque une augmentation de rythme, il est plus logique de considérer l'air sec comme stimulus efficace. Dans cette optique, nous constatons que les réponses diffèrent peu entre 22°C et 30°C ; par contre, elles sont plus faibles à 14°C. Une élévation de température augmente la réponse au stimulus efficace, mais, cet accroissement est beaucoup moins net et moins important que pour l'unité G.

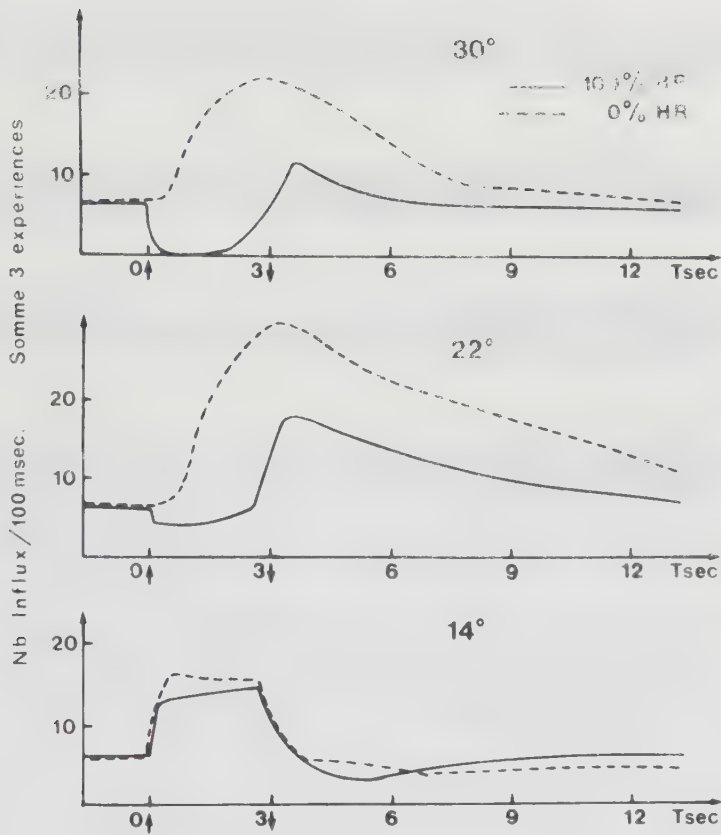


Fig. 63 - Activité de l'unité M stimulée par de l'air saturé d'humidité (traits pleins) ou de l'air sec (H.R.:0%) (traits interrompus). Chaque courbe correspond à la somme de trois expériences à trois températures différentes. Pour des températures égales ou supérieures à la température ambiante, l'air saturé et l'air sec ont des effets opposés; avec de l'air froid (14°C), cette différence entre l'air sec et l'air humide est moins nette. L'activité de l'unité M est affectée par des variations de température, mais dans le sens contraire de l'unité G; une baisse de température provoque une augmentation du rythme.

4 - Influence du débit de l'air sur l'activité des unités G et M

a) - Unité G

Lorsque nous stimulons la préparation par un courant d'air humide saturé, nous obtenons une augmentation de l'activité de l'unité G, quel que soit le débit (fig. 64). Nous observons à la fois une augmentation des composantes phasiques et toniques de l'activité. De plus, le temps que met

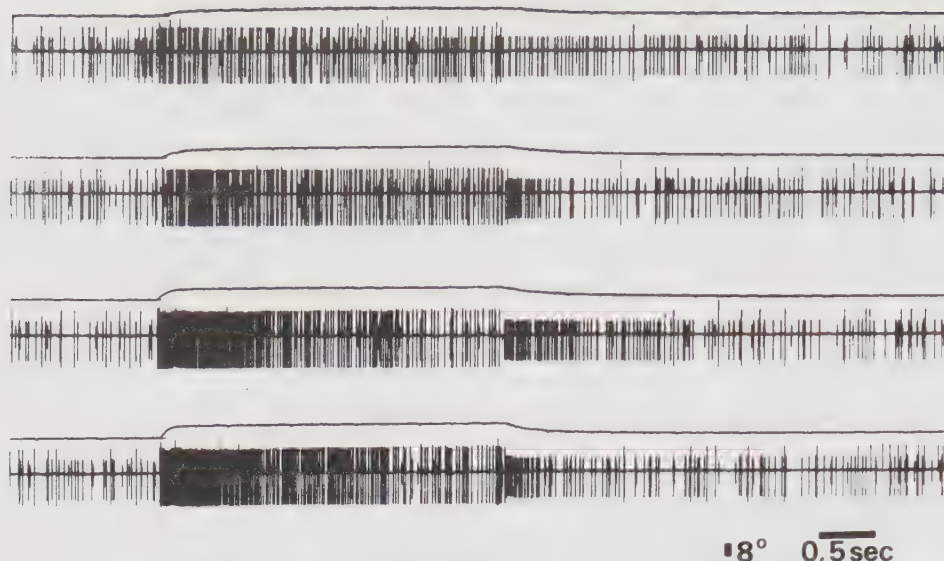


Fig. 64 - Les tracés sont obtenus pour des stimulations effectuées avec de l'air saturé d'humidité. Les vitesses du courant d'air sont, de haut en bas, de 20, 50, 100 et 200 cm/sec. La température du dispositif fournissant l'air était, dans les quatre cas, de 29°C, mais l'enregistrement de la thermistance nous montre que cette valeur n'est atteinte qu'aux forts débits. La réponse de l'unité G est phasico-tonique pour tous les débits.

la composante phasique pour atteindre sa fréquence maximale, est plus court.

Si le courant d'air n'est pas saturé (fig. 65), l'amplitude de la composante phasique, augmente ; tandis que la composante tonique déjà réduite pour des stimulations par de l'air non saturé, est encore plus faible et disparaît même lorsque la vitesse du courant d'air augmente.

Les courbes des figures 66 et 67, obtenues avec l'appareil de comptage, résument les effets du débit sur l'activité de l'unité G.

b) - Unité M

Sur la figure 64, obtenue avec des stimulations par de l'air saturé d'humidité, nous constatons que l'activité de cette unité n'est pas arrêtée lorsque le débit est faible (20 litres/heure). Par contre, elle est bloquée si le débit est plus important. Sur la figure 65, l'humidité relative n'est plus que de 37%, l'activité de l'unité M commence, dès que celle de G diminue.

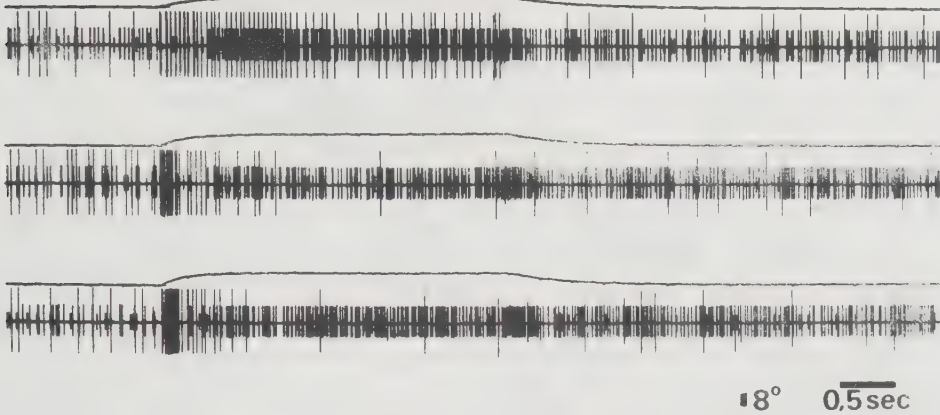


Fig. 65 - Les enregistrements sont obtenus à partir de la même préparation que ceux figurés sur la figure 64; mais, ici, l'humidité relative de l'air stimulant n'est plus que de 37%. Les vitesses de cet air sont, de haut en bas, de 50, 100 et 200 cm/sec. La réponse de l'unité G est d'autant plus brève que la vitesse de l'air est grande. Le rythme de l'unité M n'est stoppé qu'au début de la stimulation, alors qu'il est arrêté pendant toute la stimulation par de l'air saturé à fort débit (voir fig. 64).

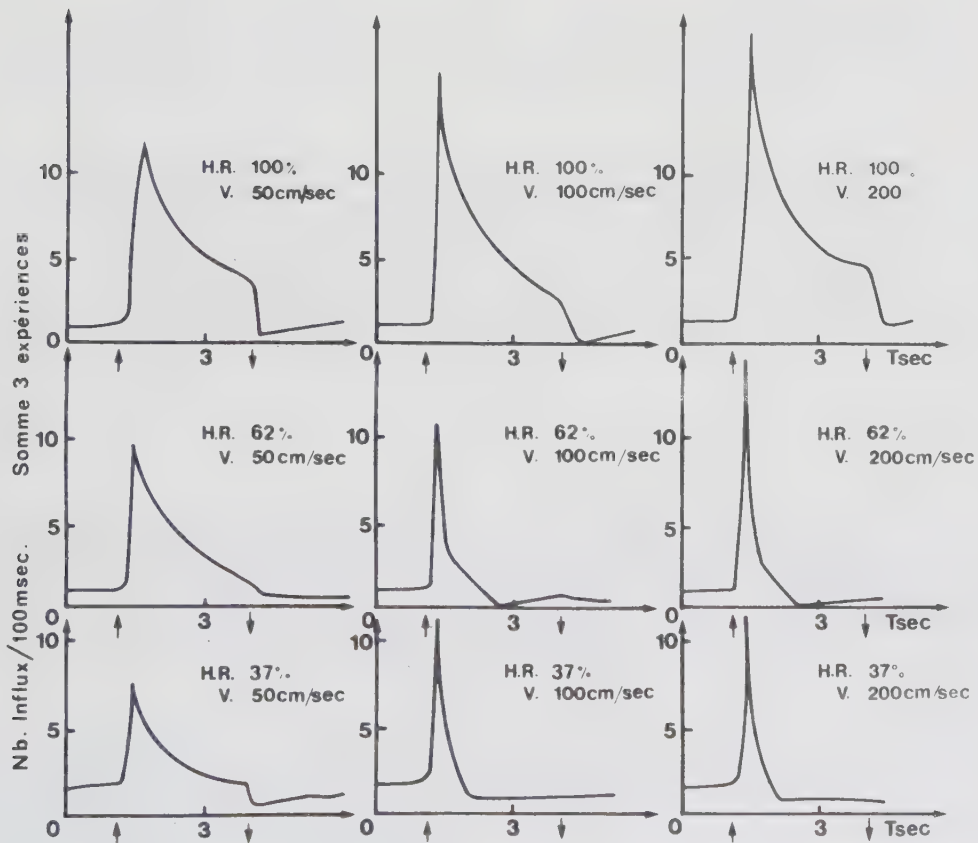


Fig. 66 - Influence de la vitesse de l'air stimulant sur la réponse de l'unité G. Pour toutes les expériences la température est de 29°C. Vitesse et humidité de l'air sont indiquées pour chaque courbe. La composante phasique est rendue dans tous les cas plus importante par l'augmentation du débit. La composante tonique, déjà réduite lorsque l'H.R. est inférieure à 100%, l'est d'autant plus que le débit est élevé (voir fig. 58).

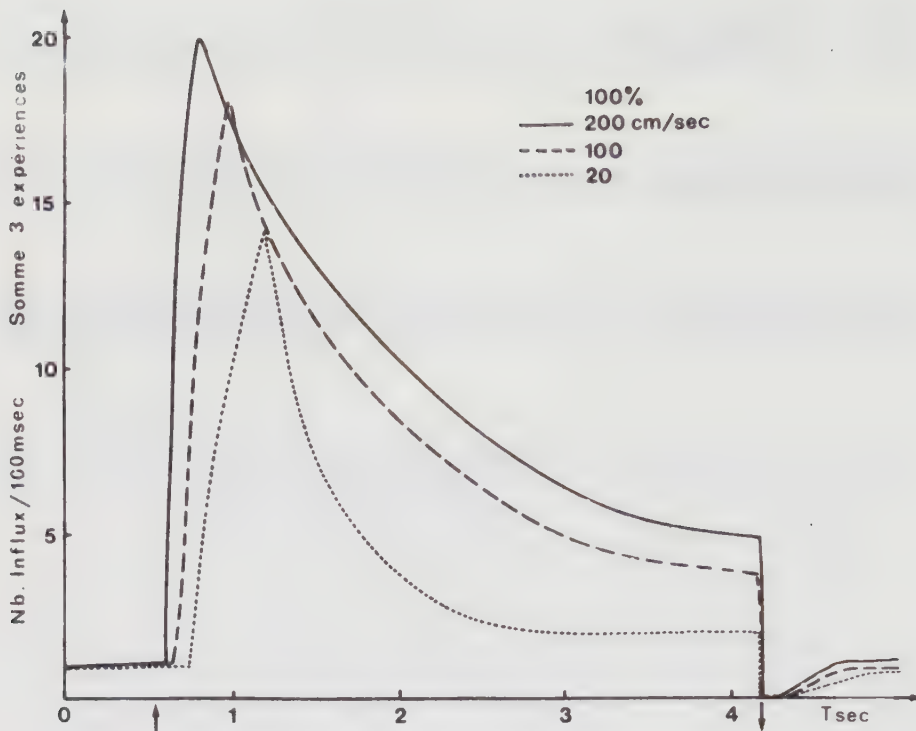


Fig. 67 - L'activité de l'unité G est enregistrée pour différents débits à 100% d'H.R. et à 22°C. Nous superposons les courbes obtenues avec l'appareil de comptage. Le délai entre le début du comptage et l'ouverture du volet démasquant l'orifice de sortie de l'air est constant; nous observons une différence entre les débuts de l'augmentation de fréquence. La distance entre l'orifice et le stylet est de 2 cm. A 20 cm/sec. l'air met 100 msec; à 200 cm/sec. il met seulement 10 msec., mais la différence entre les maxima est beaucoup plus importante (400 msec.). la vitesse de l'air influence donc, non seulement l'amplitude, mais aussi le temps que met la composante phasique de la réponse pour atteindre son maximum.

L'unité M dont l'activité est augmentée ou diminuée progressivement, est aussi affectée par des variations de débit. Les facteurs : sécheresse et débit agissent tous les deux en augmentant l'amplitude de la réponse de l'unité M et en diminuant son temps de latence.

D - CONCLUSION PARTIELLE

Nous venons d'effectuer une analyse quantitative en essayant de dissocier les trois facteurs : humidité, température et vitesse, afin d'apprécier le rôle joué par chacun d'eux.

1 - Unité G

Elle est activée de manière phasicotonique lorsque l'humidité relative de l'air, augmente.

Pour des stimulations à humidité absolue constante (même nombre de grammes d'eau par mètre cube), la réaction est plus importante lorsque la température s'élève.

Une augmentation de la vitesse de l'air, se traduit par une réponse phasique plus importante, mais aussi par une diminution ou même une suppression, de la réponse tonique. Pour expliquer l'action de l'humidité, nous proposons l'hypothèse suivante : la cuticule est capable de fixer une certaine quantité d'eau et de se déformer corrélativement. Pour un niveau d'humidité donné, un équilibre est rapidement atteint. Cette déformation peut être comparée à celle du cheveu d'un hygromètre. Pendant la distorsion, les dendrites contenues dans la cavité axiale du stylet, sont déformées, ceci produit au niveau de la membrane dendritique, des modifications de perméabilité qui donnent naissance à un potentiel de récepteur. Ce potentiel est transmis jusqu'au niveau du corps cellulaire où se situe, à notre avis, le site d'initiation des influx (voir discussion : troisième partie, chapitre V).

Les données ultrastructurales indiquent que la pointe du stylet, est constituée d'une exocuticule stratifiée entourée d'une mince épicuticule, et que les dendrites contenues dans la lumière axiale ont, en de nombreux points des liaisons avec la cuticule.

Pour des examens morphologiques de la pointe des stylets au microscope à balayage, nous avons été amené à effectuer des déshydratations. Celles-ci provoquent des déformations importantes des stylets, surtout des

stylets maxillaires lorsqu'ils sont séparés l'un de l'autre. Les changements d'humidité de l'air, doivent produire des déformations qui, tout en demeurant très faibles, sont suffisantes pour atteindre et même dépasser, le seuil de sensibilité des neurones.

Indépendamment de l'humidité, la température exerce son action de différentes façons. Elle peut intervenir au niveau de la fixation d'eau sur la cuticule ou modifier les caractéristiques de cette dernière. Elle peut aussi agir au niveau de l'élément nerveux dendritique. Une telle action de la température sur une dendrite, a déjà été observée par ISHIKO & LOEWENSTEIN (1961) sur la terminaison dendritique du corpuscule de Pacini. L'élévation de température agit en augmentant l'amplitude du potentiel de récepteur obtenu au niveau de la dendrite, en réponse à un stimulus mécanique. Chez les Insectes, GILLARY (1966) travaillant sur les récepteurs au sel de la Mouche, trouve aussi que le rythme de réponse du récepteur est influencé positivement par une élévation de température.

2 - Unité M

Une diminution de la teneur en eau de l'air, semble être le stimulus efficace, ou tout au moins celui qui produit une augmentation du rythme d'activité. Les variations de la fréquence des influx se font de façon lente, avec une grande inertie. Les hypothèses avancées pour l'unité G, restent valables pour l'interprétation de la réponse de l'unité M. L'action de la température est moins nette et moins importante que pour l'unité G.

Deux cellules sensorielles même voisines, peuvent avoir des sensibilités différentes vis à vis de la température ; c'est ce que démontrent UEHARA & MORITA (1972) chez la Mouche : le récepteur à l'eau n'est pas affecté par la température, alors que le récepteur au sel contenu dans la même sensille, a un Q10 important.

3 - Rapports entre les observations morphologiques et les résultats électrophysiologiques

Les deux unités G et M, répondent de manière opposée pour des stimulations par de l'air humide. L'hypothèse la plus simple, est que les

deux dendrites de ces neurones, ont des points d'ancrage différents ; l'un pouvant être étiré alors que l'autre est relâché. L'unité P, aurait des relations avec la cuticule dans un autre plan et une sensibilité moins grande.

Nous avons réexaminé avec PINET, les coupes de stylet dans l'espoir d'y trouver des arguments en faveur de cette hypothèse. Les dendrites de grande taille et de taille moyenne, qui correspondent sans doute aux unités G et M, ont leurs gaines cuticulaires accolées ; par contre, la dendrite de petite taille, se trouve dans une autre région et elle est séparée des deux autres, au niveau de l'extrémité du stylet, par un septum. Il n'est techniquement pas possible pour le moment, d'espérer obtenir suffisamment de coupes ultrafines dans une telle structure cuticulaire, pour réaliser une reconstruction et tenter de voir comment les déformations de la cuticule, sont transmises aux dendrites.

L'hypothèse d'un couplage possible entre les cellules, peut être envisagée du fait de l'existence de desmosomes cloisonnés entre les membranes des cellules de Schwann. Cependant, les morphologistes ont mis en évidence de telles jonctions étroites dans tellement de tissus, qu'elles ne constituent pas un argument suffisant, pour parler de couplage électrique.

Nous avons tenté des expériences de polarisation de l'organe stylogène maxillaire. Dans certains cas, nous sommes parvenu à activer une cellule nerveuse alors que les autres sont inactivées, ceci en faisant passer un courant longitudinalement dans l'organe stylogène. Le changement de sens du courant, active une des autres cellules. Etant donné les difficultés de localisation de la pointe de la micropipette stimulatrice, et l'impossibilité de connaître le chemin emprunté par le courant, nous avons abandonné ces essais.

Dans cette partie, nous avons fait une investigation de la sensibilité des récepteurs des stylets en étudiant d'une manière plus détaillée, les réponses pour certains stimuli. Nous examinerons quels peuvent être la fonction et le rôle de ces récepteurs dans la quatrième partie, au chapitre III.

4 - Existe-t-il une relation entre l'activité du récepteur et l'enthalpie de l'air ?

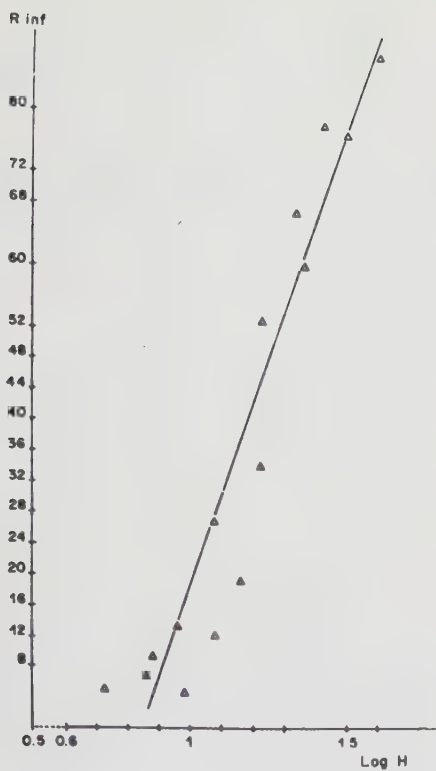
Que la réponse du récepteur G soit exprimée en fonction de l'humidité relative, de l'humidité absolue de l'air, ou encore de la température, nous n'obtenons pas une relation simple.

Nous avons essayé de voir s'il existait une relation entre l'activité du neurone G et un paramètre intégrant à la fois les variations de l'humidité et de la température (PINET, 1970 ; PINET & BERNARD, 1972).

Parmi les fonctions thermodynamiques qui servent à décrire l'état d'un mélange gazeux, l'enthalpie libre est la seule qui prenne en compte la température, la pression et les fractions molaires des constituants dans le mélange. L'air sec à 0°C a une enthalpie nulle, les valeurs de l'enthalpie, exprimées en calories, sont données dans des tables de constantes pour les différentes humidités et températures.

Nous avons effectué des expériences à différentes températures allant de 20 à 40°C, pour cinq valeurs d'humidité dans chaque cas. En prenant comme valeur de la réponse, le nombre d'influx pour une période de 500 millisecondes, et en établissant une courbe avec en ordonnée les logarithmes de l'enthalpie (fig. 68), nous montrons qu'il existe une relation linéaire entre la fréquence des influx et le logarithme d'un paramètre intégrant à la fois les facteurs physiques : humidité et température.

Des relations logarithmiques ont été souvent mises en évidence entre le stimulus et la réponse, aussi bien pour des photorécepteurs (HARTLINE & GRAHAM, 1932), que pour des récepteurs gustatifs (GILLARY, 1966), ou des récepteurs à l'étirement (MATTHEWS, 1931). Néanmoins, des relations de type différent, ont été décrites entre stimulus et réponse (FESSARD, 1969). Dans l'étude du rôle des cellules sensorielles des stylets, nous sommes amené à conclure que ces récepteurs ne sont pas utilisés par l'Insecte comme hygro-récepteurs, mais uniquement comme mécanorécepteurs. De ce fait, la relation entre l'enthalpie et la réponse des neurones des stylets, perd en partie de son intérêt et ne peut pas être considérée comme caractéristique d'un récepteur à l'humidité. Il serait intéressant de tenter une étude semblable sur un hygrorécepteur ; malheureusement, les nombreuses séries expérimentales qu'il est nécessaire de réaliser sur une même sensille pour avoir un résultat statistiquement valable, sont difficilement envisageables avec la technique de dérivation par micropipette insérée à la base d'une sensille.



Température en °C	Nombre de g d'eau en g/m³	Enthalpie H, en calories	Réponse R du récepteur G à 500 ms	Humidité relative (%)
31-33°	0	7,60	10	0
	8,01	12,1	27	25
	16,02	16,8	53	50
	24,03	21,50	68	75
	32,04	26,4	78	100
39-42°	0	9,2	14	0
	12,25	16,56	34	25
	25,5	23,88	60	50
	37,75	31,48	77	75
	51,0	39,37	87	100
20-23°	0	5,3	6	0
	4,57	7,32	7	25
	9,15	9,67	5	50
	13,72	12,06	12	75
	18,3	14,48	26	100

Fig. 68 - Courbe exprimant le rapport entre la réponse du récepteur G exprimée par le nombre d'influx émis pendant les 500 premières millisecondes, et le logarithme de l'enthalpie de l'air stimulant (voir tableau).
R.inf.:réponse en nombre d'influx; Log. H.: log. de l'enthalpie.

CHAPITRE IV.

ENREGISTREMENTS SUR LES NERFS LABIAUX

En enlevant tangentiellement la cuticule sur la face ventrale de la tête (gula), au niveau de l'articulation avec le troisième article du rostre, on observe extérieurement de part et d'autre de deux trachées, les nerfs labiaux ; ces nerfs relient le ganglion sous-oesophagien à l'extrémité du rostre. Une électrode placée dans cette région, sur le nerf, se trouve à mi distance entre les récepteurs de l'extrémité du labium et le système nerveux central.

A - ENREGISTREMENT SUR LE BOUT PERIPHERIQUE DU NERF LABIAL

Le nerf labial étant sectionné, la stimulation mécanique des nombreuses sensilles de l'extrémité du rostre, permet l'enregistrement de bouffées synchrones de potentiels d'action. Mais, celles-ci sont masquées par une activité importante qui apparait en l'absence de toute stimulation. Pour supprimer ce phénomène gênant, l'extrémité du rostre doit être asséchée et les stylets sectionnés ou enlevés car leurs mouvements produisent des artéfacts mécaniques et de plus, les gouttes de salive qui perlent à leur extrémité sont déposées sur les sensilles et en séchant, elles occasionnent des déformations qui maintiennent un niveau d'activité important. Ce niveau de base peut être considérablement réduit d'une autre façon : en maintenant la pointe du rostre immergée dans une goutte de liquide physiologique.

La stimulation mécanique d'une seule des grandes sensilles (MP, pl. VIII), avec l'un des dispositifs utilisés pour les stylets, permet de montrer que son activité est de type phasique, les influx sont émis uniquement pendant le mouvement.

Par contre, les petites sensilles en crochet (MT), sont phasicotoniques et la moindre déformation de l'extrémité du rostre, les maintient en activité. La cuticule de l'extrémité du rostre est mince et facilement déformable, le moindre contact suffit pour déclencher une activité tonique ; il est donc fort possible qu'en plus des sensilles à processus externes, d'autres mécanorécepteurs existent dans cette région. Le nerf d'un côté innerve les sensilles du même côté.

B - ENREGISTREMENT SUR LE BOUT CENTRAL DU NERF LABIAL

A chaque stimulation mécanique des sensilles contralatérales de l'extrémité du rostre, on enregistre, avec un retard de 20 à 25 millisecondes, une volée d'influx ; il existe donc un circuit réflexe.

Le nerf labial est mixte et une stimulation des récepteurs d'un côté, déclenche une réponse motrice que l'on enregistre ici dans le nerf labial symétrique.

La stimulation électrique de ce bout central, (en reliant les électrodes qui nous servaient précédemment pour enregistrer, à un stimulateur), provoque à chaque stimulation, un déplacement latéral de l'article distal du rostre, vers le côté où le nerf est intact.

C - ENREGISTREMENT SUR UN NERF NON SECTIONNE

Nous venons de voir qu'une stimulation mécanique des sensilles, transmise au cerveau par le nerf labial gauche par exemple, déterminait une réponse allant vers les muscles du dernier segment du rostre, en empruntant le nerf droit.

En sectionnant le nerf labial d'un côté, et en enregistrant sur le nerf intact de l'autre côté, on observe aussi deux sortes de potentiels lors de la stimulation mécanique des grandes sensilles : les influx sensitifs provenant des sensilles (délai : 8 msec. environ), et des influx moteurs plus tardifs (délai : 20 msec.), mais beaucoup plus amples. Il existe donc, non seulement un circuit synaptique contralatéral, mais aussi un circuit homolatéral.

Pour des stimulations répétitives (1 par seconde), le nombre des potentiels moteurs et l'amplitude globale de la réponse, diminuent rapidement (en 10 ou 15 coups) ; il en est de même pour des stimulations électriques du nerf. C'est un argument pour assurer qu'il existe au moins une synapse au niveau du ganglion sous-oesophagien. Ces résultats sont schématisés figure 69.

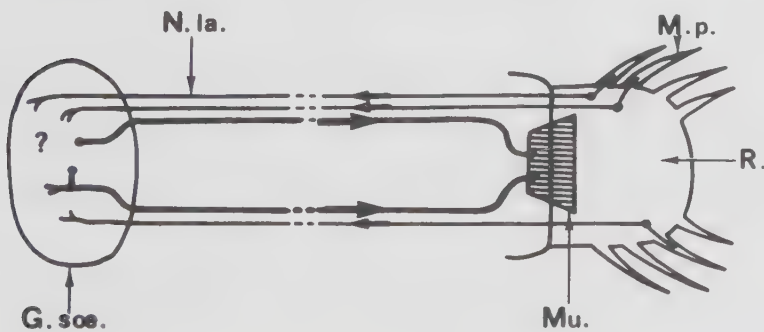


Fig. 69 - Le nerf labial est un nerf mixte, il renferme des fibres sensorielles qui transmettent les influx en provenance des mécanorécepteurs phasiques vers le ganglion sous-oesophagien, et des fibres motrices se rendant aux muscles permettant les mouvements de l'article distal du rostre. Lors de la stimulation mécanique des récepteurs d'un seul côté, nous enregistrons après les influx en provenance des récepteurs, une réponse dans les fibres motrices des deux nerfs labiaux. Les relations synaptiques au niveau du ganglion sous-oesophagien, restent à préciser.
 G. soe. : ganglion sous-oesophagien ; M.p. : mécanorécepteur phasique, Mu. : muscles ; N. la. : nerf labial ; R. : rostre, article distal.

Nous n'avons pas effectué une étude plus approfondie de ce circuit réflexe qui sort du cadre de notre travail, mais cette préparation est intéressante car nous avons là un circuit réflexe dont la ou les synapses, se localisent au niveau du ganglion sous-oesophagien, et où il est possible d'enregistrer le message sensitif et le message moteur.

CHAPITRE V.

LE PROBLEME DE LA TRANSMISSION DU MESSAGE DANS UNE DENDRITE LONGUE

Le stylet maxillaire du Triatome renferme trois mécanorécepteurs qui ont la particularité anatomique d'avoir une dendrite distale grêle mais exceptionnellement longue ($0,8\mu$ de diamètre, 10mm de long, voir deuxième partie, chapitre II, D).

Nous stimulons mécaniquement l'extrémité du stylet et nous enregistrons des potentiels propagés sur le nerf, 10 millimètres plus loin. Entre ces deux points, sous quelle forme le message est-il véhiculé ?

Ce sont des éléments de réponse à cette question, que nous allons fournir.

En effectuant des stimulations brèves (0,5 millisecondes) et répétitives (4 par seconde), nous obtenons des salves d'influx synchrones à chaque stimulation (troisième partie, chapitre III, C ; fig. 53).

Ainsi, lorsque l'amplitude de la déformation appliquée au stylet est faible, seule l'unité qui a le potentiel le plus ample, est activée.

Le réglage de l'intensité de la stimulation, permet d'obtenir pour chaque choc, deux ou même un seul potentiel d'action (P.A.).

Dans ce chapitre, nous nous intéresserons uniquement à l'activité de l'unité G dont le P.A. a une grande amplitude.

A - STIMULATIONS MECANIQUES APPLIQUEES A L'EXTREMITÉ ET AU MILIEU DE LA

DENDRITE

Avec une stimulation mécanique de faible intensité appliquée à l'extrémité du stylet, donc de la dendrite, le délai entre l'artéfact de stimulation et le premier potentiel, est d'environ 10 millisecondes ; ce délai diminue de moitié si la stimulation est appliquée au milieu du stylet. La figure 73 montre les résultats obtenus pour cinq balayages successifs superposés dans chaque cas, lors de stimulations appliquées soit à l'extrémité du stylet (fig.73, A1), soit en son milieu (fig.73, B1). Lorsque la distance entre le point de stimulation et l'électrode réceptrice est de 10 millimètres, le délai de réponse est de 9,4 millisecondes. Il descend à 5,4msec. lorsque la distance est réduite à 5mm.

Nous voyons donc, que la sensibilité de la dendrite, à un stimulus mécanique, ne se localise pas qu'à son extrémité. Lorsque nous diminuons la distance entre la région dendritique stimulée et le lieu d'enregistrement des influx, nous réduisons le temps au bout duquel le premier P.A. est enregistré.

B - ESSAIS D'ENREGISTREMENTS DU POTENTIEL DE RECEPTEUR

Nous avons tenté à maintes reprises, d'effectuer des enregistrements en coiffant la pointe des stylets avec une micropipette remplie de liquide.

Cette technique ne nous a permis d'enregistrer ni potentiel d'action, ni potentiel de récepteur. Nous n'enregistrons rien non plus, lorsque la pointe du stylet est sectionnée. Des contrôles effectués par dérivation sur le nerf, montrent cependant que le moignon restant est encore capable de répondre à des stimulations mécaniques.

Les causes de cet insuccès, sont multiples. En particulier, s'il est possible de limiter le court-circuit extérieur au stylet en utilisant de l'huile ou une solution de manitol isotonique, le court-circuit dû à la cavité axiale du stylet, demeure. De plus, la dendrite se trouve lésée, donc dépolarisée sur une certaine longueur au niveau de la section, et l'électrode se trouve dans l'axe de la dendrite. Enfin, la gaine cuticulaire qui entoure constamment la dendrite, joue peut-être aussi un rôle non négligeable.

C - STIMULATIONS ANTIDROMIQUES

1 - Résultats expérimentaux

Devant l'impossibilité, sur cette préparation, d'enregistrer directement le potentiel de récepteur, nous allons utiliser une autre technique et réaliser des stimulations électriques du nerf sensitif.

Pour interpréter le fonctionnement des mécanorécepteurs des stylets, deux hypothèses sont envisageables :

- Dans la première, les influx seraient émis au lieu même de la stimulation et conduits en "tout ou rien" dans la dendrite distale.
- Dans la deuxième hypothèse, la stimulation mécanique engendrerait au niveau de la portion de membrane où elle est appliquée, un potentiel de récepteur qui serait transmis jusqu'au niveau du corps cellulaire et c'est seulement dans cette région que les P.A. seraient émis. Ces deux hypothèses sont illustrées dans la figure 70.

Nous pouvons régler l'amplitude et la durée de la stimulation mécanique, de manière à obtenir seulement deux P.A. (fig.70, Hypoth. 1, M).

Lors d'une stimulation antidromique, le premier P.A. sera éliminé par collision, nous n'en observerons plus qu'un. L'hypothèse 1 pourra être retenue si le délai de ce P.A. est statistiquement le même que celui du deuxième P.A. obtenu avec uniquement un choc mécanique (fig.70, Hypoth. 1, M+S).

Au contraire, si les potentiels d'action sont engendrés au niveau d'un site d'initiation situé au voisinage du corps cellulaire, les collisions ne pourront avoir lieu qu'au niveau de l'axone (fig.70, Hypoth. 2).

Cependant, le P.A. antidromique qui atteint la région du site d'initiation des P.A. avant que ceux-ci soient émis, va modifier l'état de cette région. Celle-ci va se trouver pendant un certain temps en période réfractaire, son excitabilité étant diminuée. Le schéma de réponse que nous obtiendrons (fig.70, Hypoth. 2, M+S), diffèrera de celui obtenu pour un choc mécanique seul, mais il n'y aura pas de concordance entre le délai du P.A. obtenu et celui du deuxième potentiel enregistré sans stimulation électrique surajoutée.

Pour tester nos deux hypothèses, nous avons réalisé des expériences de stimulation électrique du nerf.

Dans un premier temps, nous réglons l'intensité et la durée des ondes rectangulaires alimentant le dispositif de stimulation mécanique (haut parleur),

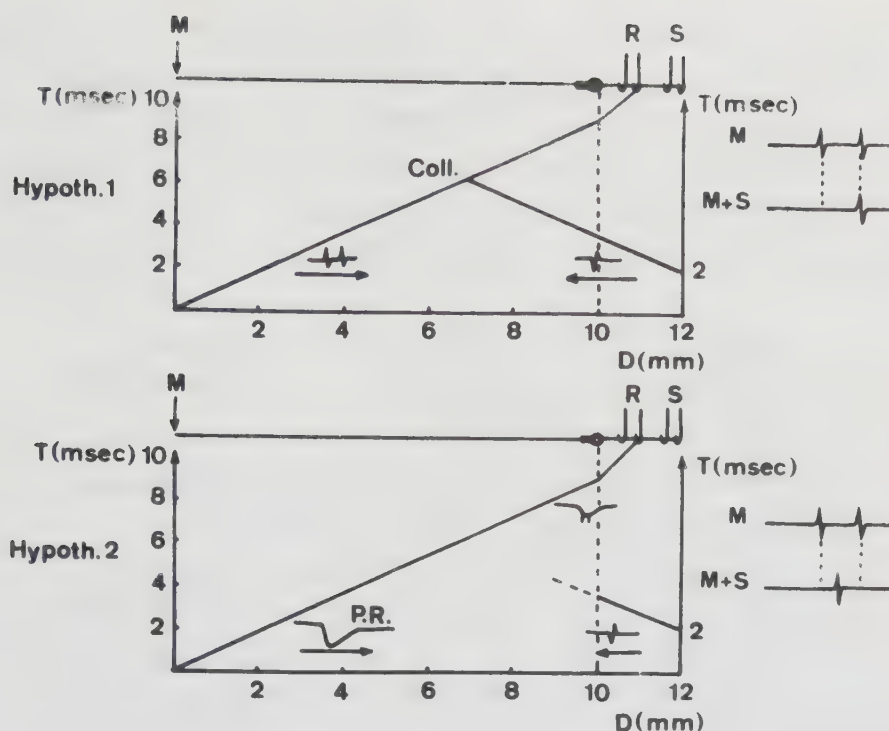


Fig.70 - Nous figurons ici les deux hypothèses envisageables.

- Dans l'hypothèse 1 : les potentiels propagés sont émis sur place en M et sont conduits dans la dendrite distale. Un potentiel d'action antidromique déclenché au niveau des électrodes S avec 2 millisecondes de retard par exemple entrera en collision et éliminera au niveau dendritique le premier des potentiels propagés déclenché par stimulation mécanique. Si cette hypothèse est vérifiée le potentiel d'action enregistré aura le même délai que le deuxième potentiel d'action obtenu avec uniquement une stimulation mécanique (schéma en haut et à droite).

- Dans l'hypothèse 2 : il n'y a pas de conduction de potentiels propagés dans la dendrite mais la transmission d'un potentiel lent, le potentiel de récepteur. Les potentiels propagés sont émis au niveau d'un site d'initiation localisé au niveau du corps cellulaire. Pour une stimulation effectuée deux millisecondes après le choc mécanique il n'y a pas de collision mais le potentiel d'action antidromique va cependant modifier l'état d'excitabilité du site d'initiation des influx.

En abscisse : les distances en millimètres, en ordonnées: les temps en millisecondes. Coll.: collision; M.: stimulus mécanique; M.+S. : stimulus mécanique appliqué en M puis stimulus électrique appliqué en S.; P.R.: potentiel de récepteur; S.: électrodes stimulatrices.

de telle façon que l'amplitude du déplacement appliqué à l'extrémité du stylet, déclenche à chaque fois une salve constituée d'un maximum de deux ou trois P.A.

Ainsi, dans une série expérimentale où les délais moyens et les écarts-types sur la moyenne, sont calculés pour 70 stimulations successives, nous obtenons les valeurs suivantes :

1er potentiel d'action : délai $9,89 \pm 0,11$ msec.
 2ème potentiel d'action : délai $13,21 \pm 0,12$ msec.
 3ème potentiel d'action : délai $16,95 \pm 0,15$ msec.

Dans un deuxième temps, après avoir enregistré une dizaine de réponses pour des chocs mécaniques, nous effectuons les stimulations antidromiques. Pour cela, le nerf est excité électriquement par des ondes rectangulaires de 0,05 millisecondes de durée. Les intervalles entre cette excitation et le choc mécanique, sont fixés successivement à 1, 2, 3... 10 millisecondes. Pour chaque intervalle, nous effectuons au moins dix enregistrements à raison

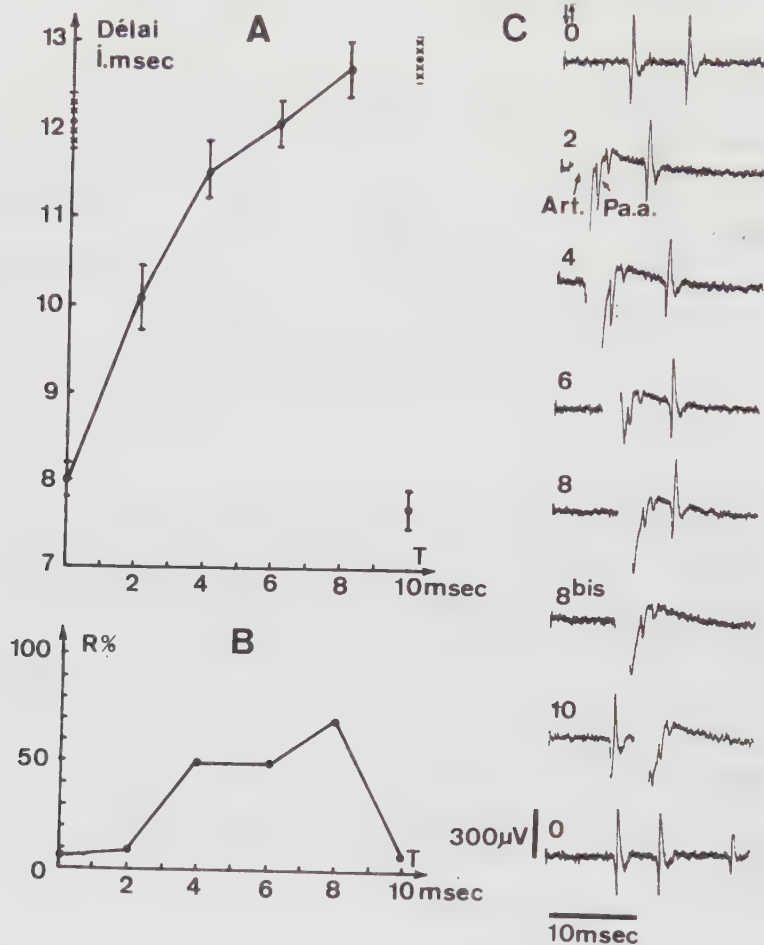


Fig. 71 - Effets de stimulations électriques antidromiques du nerf maxillaire, effectuées de 2 à 10 millisecondes après un choc mécanique appliqué à l'extrémité du stylet. La durée et l'intensité du choc mécanique ont été réglées de façon à obtenir seulement deux potentiels d'action lors de chaque stimulation (premier et dernier tracé marqués 0 en C). Lors d'une stimulation électrique antidromique surajoutée nous n'obtenons plus qu'un potentiel propagé et son délai d'apparition augmente progressivement (courbe A). sur cette courbe le délai du deuxième potentiel propagé est figuré par des croix. Ce potentiel d'action n'est présent qu'en absence de stimulation antidromique ou lorsque cette stimulation est appliquée plus de 10 millisecondes après le choc mécanique. La courbe B indique le pourcentage des cas où nous n'obtenons pas de réponse lors de stimulations antidromiques consécutives à une stimulation mécanique (exemple tracé 8 bis en C). En C nous reproduisons des enregistrements, les chiffres indiquent le délai entre le choc mécanique et le choc électrique antidromique. art.: artefact de stimulation électrique; Pa.a.: potentiel d'action antidromique.

de un, toutes les trois secondes. La figure 71 (C), montre les résultats d'une de ces expériences. La stimulation antidromique déclenche un P.A. visible, accolé à l'artefact. Dans toute cette série d'expériences, nous avons constaté que le nombre de P.A. produit par l'excitation mécanique, tombe de 2 à 1. Dans ces conditions, la valeur du délai de l'influx, est intermédiaire entre celle du premier et celle du deuxième des potentiels d'action obtenus précédemment.

Les résultats les plus significatifs, sont obtenus pour des délais de 1 ou 2 millisecondes, car dans ces cas, l'artefact n'est pas situé dans la zone où pourrait se trouver le premier P.A. Nous reproduisons figure 72, deux séries d'enregistrements obtenus sur deux préparations différentes. Dans chacune, les cinq premiers tracés sont obtenus sans stimulation électrique du nerf, et pour les cinq suivants, le stimulus antidromique est appliqué avec un délai de une milliseconde pour la série de gauche, et de deux pour celle de droite.

Sur de telles expériences, nous avons cherché à savoir si le délai du P.A. observé après la stimulation antidromique, diffère significativement du délai du deuxième P.A. obtenu avant. Nous avons effectué des calculs statistiques en utilisant le test : t. Ainsi par exemple, pour les deux expériences dont quelques tracés sont représentés dans la figure 72, nous obtenons les résultats suivants.

Intervalle entre le choc mécanique et la stimulation électrique	Délai moyen du 2ème potentiel d'action obtenu par stimulation mécanique.	Délai moyen du P.A. obtenu par stimulation mécanique + stimulation antidromique.	Nombre de mesures	t calculé	t lu dans la table $p = 0,05$	Résultats
<u>Série A</u> 1 msec.	13,62 $\pm$ 0,48	11,33 $\pm$ 0,51	27	5,39	2,06	Différence significative
<u>Série B</u> 2 msec.	14,59 $\pm$ 0,49	12,44 $\pm$ 0,53	23	6,27	2,08	Différence significative.

Les différences observées étant très significatives, nous pouvons conclure qu'il n'y a ni suppression du premier P.A., ni conservation du second. Lors d'une stimulation antidromique consécutive à une stimulation mécanique, nous obtenons un nouveau schéma de réponse constitué par un seul P.A., au lieu de deux, et son délai est intermédiaire entre celui du premier et du second P.A. obtenu pour une stimulation uniquement mécanique.

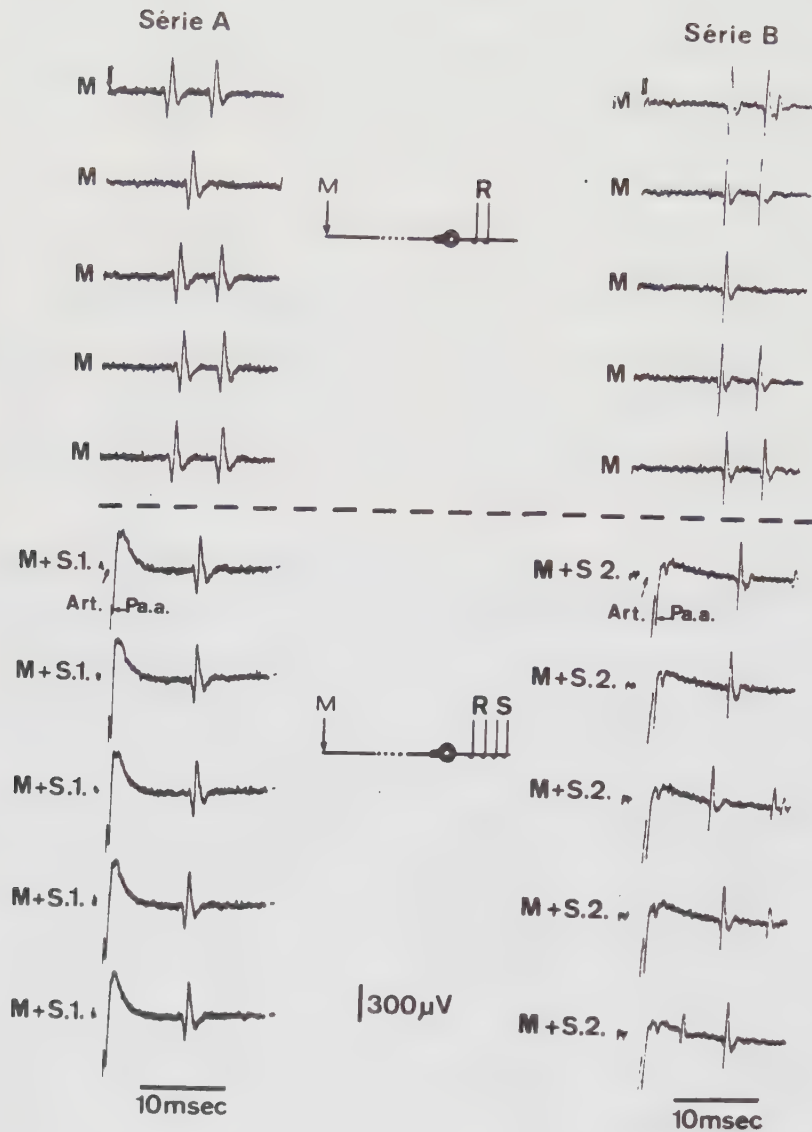


Fig. 72 - Ces enregistrements ont été réalisés sur deux préparations différentes. Les cinq premiers tracés de chaque série ont été obtenus avec seulement des chocs mécaniques (M). Pour les cinq tracés suivants une stimulation antidromique a été effectuée une milliseconde après le choc mécanique (série A, M + S₁) ou deux millisecondes (série B, M + S₂). Le délai d'apparition du potentiel propagé unique obtenu lors d'une stimulation antidromique surajoutée diffère statistiquement du délai du 2^{ème} potentiel propagé obtenu avec uniquement une stimulation mécanique. La double flèche indique sur le premier tracé de chaque série le début et la fin de la stimulation mécanique.
Pa.a. Potentiel d'action antidromique accolé à l'artefact de stimulation;
Art. artefact.

2 - Différentes hypothèses

Actuellement, deux hypothèses peuvent être retenues pour interpréter la conduction du message nerveux dans la dendrite. Nous allons les examiner successivement pour déterminer celle qui expliquerait le mieux nos résultats expérimentaux.

a) - Conduction d'influx dendritiques

- *Chez les Vertébrés :*

Les neurones des récepteurs cutanés se localisent au niveau des ganglions spinaux de la moëlle. Les dendrites de ces neurones mesurent plusieurs centimètres et sont parcourues par des P.A. dont la conduction est saltatoire, comme dans les axones. Cependant, il existe à l'extrémité de la dendrite, une petite région capable de produire des potentiels de récepteurs gradués. Quant au site d'initiation des P.A., il se trouve au niveau du premier noeud de Ranvier.

Dans les neurones du système nerveux central, la conduction de P.A. par les dendrites, est controversée. Cependant, des enregistrements de potentiels, attribués à l'activité des dendrites, sont connus : motoneurones de la moëlle (GARCIA - RAMOS, 1969), cellules de Purkinje d'Alligator (LLINAS & NICHOLSON, 1971). Dans cette première étude, la localisation de la pointe de la micro-électrode est contrôlée à posteriori par la technique de coloration au jaune Procion. Les potentiels propagés intradendritiques sont formés de différentes composantes qui suivent la loi du "tout ou rien".

- *Chez les Crustacés :*

MELLON & KENNEDY (1964) puis MENDELSON (1966), ont enregistré l'activité de neurones sensoriels. Ils concluent que les P.A. ont leur origine dans les dendrites et qu'en conséquence, ils sont conduits à travers le corps cellulaire, vers l'axone.

- *Chez les Insectes :*

Nous avons montré (GUILLET & BERNARD (1972), en effectuant des enregistrements au niveau de sensilles d'Insectes, que les influx présentent deux phases. La deuxième phase, négative, est interprétée comme une invasion antidromique de la dendrite.

Son amplitude est déterminée par l'état de polarisation de la membrane réceptrice.

La membrane dendritique n'émet pas de potentiels d'action en réponse à une stimulation spécifique, mais un potentiel lent gradué : le potentiel de récepteur. Les P.A. sont initiés près du corps cellulaire, mais ils ont la possibilité d'envahir antidromiquement la dendrite et ils ont alors des caractéristiques spatio-temporelles bien différentes des P.A. normaux d'axone.

- Cas particulier des récepteurs des stylets du Triatome

Les résultats des expériences de stimulation antidromique, nous amènent à réfuter l'hypothèse d'une émission sur place, c'est-à-dire à l'extrémité distale, d'un P.A. et de sa conduction dendritique ; d'ailleurs, la dendrite est sensible pratiquement sur toute sa longueur au stimulus mécanique. Cela nous aurait aussi conduit à postuler l'existence d'une membrane en mosaïque comprenant des zones où l'électrogénèse est graduée et des zones conductrices.

b) - Transmission électrotonique du potentiel de récepteur

Ce type de transmission, s'observe classiquement dans la plupart des récepteurs. En général, la distance à parcourir est de quelques dizaines de microns et les problèmes de l'affaiblissement du signal, ne se posent pas.

Sur le stylet, nous allons calculer quelle doit-être la valeur de la constante d'espace, permettant une conduction électrotonique dans une dendrite de un centimètre de long.

Nous appliquons les lois régissant les propriétés électriques du câble :

$$V = V_0 \exp. -\frac{x}{\lambda} \quad \text{KATZ (1966)}$$

V_0 est l'amplitude du potentiel de récepteur au niveau de la stimulation.

V son amplitude à la distance x où sont initiés les P.A.

λ est la constante d'espace (A une distance λ de son origine, le potentiel de récepteur atteint seulement 37% de sa valeur initiale).

Nous ne connaissons pas la valeur de V_0 , mais, en prenant une valeur maximale de 100 millivolts, nous allons calculer la constante d'espace pour obtenir à une distance de 1 centimètre, des valeurs de V comprises entre 10 millivolts et 10 microvolts.

$$\log. V_0 - \log. V = \frac{x}{\lambda} \log. e$$

$$\log. V_0 - \log. V = 0,434 \times \frac{1}{\lambda}$$

Nous avons pour :

$V = 10 \text{ mV}$	$\lambda = 0,43 \text{ cm}$
$V = 1$	$\lambda = 0,21$
$V = 0,1$	$\lambda = 0,14$
$V = 0,01$	$\lambda = 0,10$

Les deux dernières valeurs de V (100 et 10 microvolts), peuvent paraître faibles et dans les limites du "bruit de fond". Nous les envisageons cependant, compte-tenu des observations de nombreux auteurs (HAGINS et coll., 1970 ; BENNETT, 1970) qui pensent que, dans certains cas, des signaux de très faible voltage (quelques microvolts), sont efficaces.

Nous allons calculer les résistances membranaires correspondant aux différentes valeurs de la constante d'espace.

Nous avons :

$$\lambda = \sqrt{\frac{R_m}{R_i + R_e}}$$

R_m représente la résistance transversale de la surface de membrane contenue dans l'unité de longueur du conducteur.

R_i et R_e sont les résistances longitudinales, par unité de longueur, des milieux interne et externe du câble.

Soit r_m la résistance de membrane par cm^2 , et r_i la résistance interne du milieu intérieur. Considérons comme négligeable, la résistance extérieure par rapport à la résistance intérieure.

Nous appelons r le rayon de la dendrite en centimètres.

Nous avons alors :

$$\lambda = \sqrt{\frac{r \times r_m}{2 \times r_i}} \quad \begin{array}{l} R_m = \pi r^2 \cdot r_m \\ R_i = 2\pi r \cdot r_i \end{array}$$

Nous prendrons $r_i = 50 \text{ ohms par centimètre}$, d'après les déterminations effectuées sur la fibre géante de Blatte (BOISTEL, 1959).

Le rayon moyen r de la dendrite est de $0,4 \text{ microns } (4 \cdot 10^{-5} \text{ cm})$.

Les valeurs que nous venons de calculer (voir tableau récapitulatif), nous montrent que l'hypothèse d'une transmission électrotonique est envisageable, à condition de supposer que la membrane dendritique a une résistance très élevée. Les valeurs à considérer sont plus de dix fois supérieures à celles trouvées par HODGKIN (1947) dans le cas de la membrane axonique du Crabe.

Tableau récapitulatif.

V : potentiel générateur (mv)	λ : constante d'espace (cm)	rm : résistance membranaire (ohms / cm ²)
10	0,43	46.10 ⁴
1	0,21	11.10 ⁴
0,1	0,14	4,8.10 ⁴
0,01	0,10	2,5.10 ⁴

Cependant, dans un travail récent, SHAW (1972), montre que la conduction électrotonique d'un potentiel lent, existe dans les axones du nerf ocellaire d'une Balane. Cet auteur a mis en évidence par des dérivations intracellulaires, qu'une variation de potentiel de 78 mV au niveau de la zone réceptrice du soma, entraîne une variation de 25 mV dans l'axone, à une distance de 10 millimètres, soit une atténuation de 3,1 fois. Dans de telles conditions, la constante d'espace λ est de 4,9 millimètres et la résistance membranaire est estimée par cet auteur à $1,7.10^5$ ohms pour une résistance interne de 270 ohms par centimètre.

L'hypothèse d'une conduction électrotonique du potentiel de récepteur, permet d'interpréter l'expérience dans laquelle nous effectuons des stimulations mécaniques en deux points de la dendrite distants de cinq millimètres (fig.73). Pour des stimulations intenses, dans les deux situations, les potentiels de récepteur auront des amplitudes maximales, mais, celui qui est le plus éloigné influencera moins le site d'initiation des influx. L'amplitude des variations de potentiel au niveau du site sera plus faible et la pente moins forte ; en conséquence, le temps mis pour atteindre le seuil critique d'émission du premier P.A., sera plus long.

c) - Autres hypothèses

Dans la plupart des récepteurs, le message entre le stimulus physique et le site d'initiation des potentiels propagés, est représenté par un potentiel lent gradué. Bien que nous n'ayions pas eu la possibilité d'enregistrer le potentiel de récepteur dans le cas des stylets du Triatome, nous pensons qu'il est présent et nous avons discuté les conditions de sa transmission électrotonique dans la dendrite distale. Il est possible de postuler que d'autres moyens existent pour véhiculer le message entre le

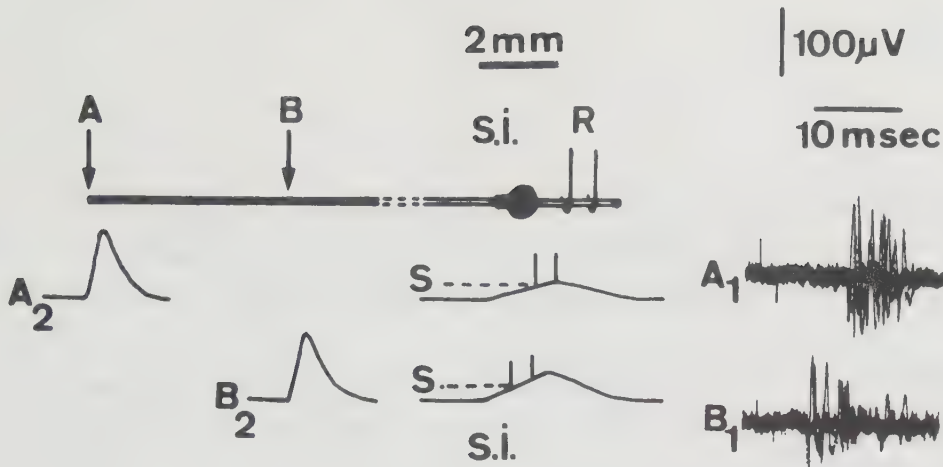


Fig. 73 - Sur le schéma de la cellule réceptrice nous situons les deux points A et B où nous appliquons les stimulations mécaniques. En R nous dérivons les potentiels d'action sur le nerf maxillaire. Nous situons le site d'initiation des influx S.I. au niveau du corps cellulaire. L'échelle n'est valable que pour les longueurs, les sections sont exagérées. (le diamètre de la dendrite distale est de $0,8\mu$). En A₁ et B₁ nous reproduisons les enregistrements obtenus pour cinq stimulations consécutives maximales, appliquées successivement en A puis en B. Les cinq tracés sont enregistrés sur la même photo. Nous proposons une interprétation en figurant deux potentiels de récepteurs A₂ et B₂ et les potentiels générateurs qu'ils engendrent au niveau du site d'initiation des potentiels propagés (S.I.). A étant situé à une plus grande distance du S.I. que B le potentiel générateur engendré par A₂ sera plus affaibli (amplitude moins grande, temps de montée plus lent) que celui engendré par B₂. Le seuil d'émission du premier potentiel d'action sera donc atteint au bout d'un temps plus long lorsque la stimulation est appliquée en A que lorsqu'elle est effectuée en B.

point où est appliqué le stimulus physique et la zone où sont initiés les potentiels propagés. Ainsi, les microtubules contenus dans la partie dendritique distale, jouent peut-être un rôle dans la première étape du codage du stimulus mécanique (THURM, 1965 ; ATEMA, 1973). Les cellules annexes (cellules trichogènes) selon THURM (1970a), auraient un rôle dans l'élaboration du potentiel de récepteur. Enfin, la théorie ionique n'exclut pas la possibilité d'une conduction décrementielle active (KATZ, 1966). Cependant, les arguments expérimentaux nous manquent encore pour étayer des hypothèses de ce genre.

D - CONCLUSION PARTIELLE

Les récepteurs des stylets du Triatome, possèdent une dendrite distale ne renfermant que des microtubules. Sa longueur exceptionnelle pose le problème de la transmission électrotonique du potentiel de récepteur.

Par des expériences de stimulations antidromiques, nous montrons que les potentiels propagés ne sont pas émis au niveau de la région stimulée, mais près du corps cellulaire.

Pour interpréter la transmission électrotonique d'un potentiel lent dans la dendrite distale, nous devons admettre que la membrane ou l'ensemble membrane plus gaine, a une résistance très élevée.

QUATRIÈME PARTIE

ROLE DES RECEPTEURS AUX DIFFERENTES ÉTAPES DU COMPORTEMENT ALIMENTAIRE

CHAPITRE I.

DETECTION A DISTANCE.

A - L'HABITAT DU TRIATOME.

Nous avons peu de renseignements sur le comportement des Réduvides dans la nature. *Triatoma infestans* se rencontre dans une grande partie de l'Amérique du sud, dans les régions semi-arides, mais toujours dans des conditions domestiques et péri-domestiques. Des informations verbales, signalent aussi cette espèce dans des terriers de Rongeurs (*Cavia*), et sous des pierres dans certaines vallées des Andes (où il est aussi fréquent dans les habitations , USINGER & coll.,1966).

Il semble donc possible,d'après ces auteurs, que *Triatoma infestans* parasite de rongeurs, se soit adapté ensuite à l'homme; les conditions microclimatiques des habitations humaines de l'époque précolombienne diffèraient peut-être assez peu de celles existantes dans les terriers des petits Mammifères vivant dans les vallées relativement fraîches et arides de Bolivie. Dans les conditions naturelles, les Insectes passent tout leur cycle dans le nid, le terrier ou l'habitation de leur hôte; il n'ont pas à effectuer, pour trouver leur nourriture, une orientation à grande distance, comme les Moustiques et les Diptères hématophages.

Dans son pays d'origine, nous ne savons pas si l'Insecte est capable de voler; mais nos Triatomes "d'élevage" en sont incapables, même lorsqu'ils sont lancés en l'air ils n'écartent pas leurs ailes pour amortir leur chute.

Les Triatomes sont surtout actifs la nuit (WIESINGER, 1955), ils peuvent donc se déplacer d'un terrier à l'autre ou d'une habitation à l'autre, les distances n'étant pas considérables, nous pensons que l'animal serait capable de les franchir en marchant.

De nombreux parasites n'effectuent pas d'orientation active à grande distance vers leur hôte, les Tiques par exemple, se tiennent sur des herbes et peuvent jeûner de nombreuses semaines en attendant le passage d'un Vertébré.

Les Hémiptères hématophages sont capables de se déplacer, mais ils bénéficient aussi certainement pour leur dissémination, du concours involontaire de l'homme lorsqu'il transporte divers matériels dans lesquels les Insectes se sont réfugiés. Les Triatomes, en dehors de leur repas qui dure relativement peu de temps (quelques minutes pour les larves, 1/4 d'heure à 1/2 heure pour les adultes), ne demeurent pas sur leur hôte, ils se blottissent dans des fissures ou entre des objets divers, choisissant les endroits obscurs leur offrant un maximum de contacts.

La dissémination de l'espèce peut aussi être réalisée par l'intermédiaire des oeufs : les *Rhodnius* par exemple, collent leurs oeufs sur des supports divers. Ce n'est pas le cas des Triatomes qui, d'après WIESINGER (1955), pondent de préférence sur un sol meuble.

Nous avons réalisé quelques expériences pour essayer de voir si les Insectes choisissent le lieu de dépôt de leurs oeufs en fonction de l'humidité. A cet effet, nous avons mis à la disposition de femelles, différents échantillons de sable disposés sur du papier filtre au-dessus de récipients contenant des solutions de potasse. L'humidité de l'air interstitiel dans les différents échantillons de sable varie donc de 0% à 100%. Certains oeufs sont pondus effectivement dans le sable, mais d'autres à côté; nous n'avons pu obtenir aucun résultat significatif (1). Les animaux possèdent pourtant des récepteurs leur permettant un bon repérage de l'humidité.

Nous n'avons pas trouvé de publications relatives à des expériences d'orientation à distance sur le Triatome. Mais, pour les autres espèces hématophages et en particulier pour les Moustiques, les publications

(1) Le pourcentage des oeufs qui se développent, est cependant supérieur en milieu humide. De même, dans ces conditions, les larves obtenues ont un poids supérieur et une taille plus importante, qu'en air sec (CHAUVIN, BARBIER & BERNARD, 1973)

abondent sans toutefois clarifier le problème. HOCKING (1971), met en cause trois faits:

- Les variations comportementales entre espèces et sous-espèces sont très importantes; elles sont bien connues, mais souvent perdues de vue par les auteurs.

- L'état physiologique de l'animal: réplétion ou jeûne, cycle sexuel, rythme d'activité, conditions de l'environnement externe (vent, température, humidité, pression atmosphérique); tous ces facteurs interviennent et sont difficiles à contrôler, surtout pour des expériences dans la nature.

- La distribution des récepteurs et leur fonction sont souvent inconnues.

Nous ne sommes pas dans les conditions climatiques où vivent les Triatomes; les expériences qui pourraient être tentées sur ce problème de l'orientation à distance en "laboratoire", risqueraient d'échouer ou de donner des résultats aberrants par rapport à la réalité sur le terrain. Les éléments que nous pouvons apporter concernent le troisième point indiqué précédemment.

B - ROLE POSSIBLE DES RECEPTEURS ANTENNAIRES.

1 - Les Mécanorécepteurs.

Parmi les récepteurs décrits et testés par électrophysiologie, nous avons reconnu quatre sortes de mécanorécepteurs.

L'une d'elles semble adaptée à la détection à distance, il s'agit des sept grandes soies du pédicelle (B_p) de l'adulte. Elles sont mises en mouvement et vibrent au moindre déplacement d'air, leur activité est phasico-tonique. Elles peuvent être utilisées pour la détection des mouvements d'air produits par les déplacements de l'hôte, par sa respiration, par les courants de convection. Mais peut-être servent-elles seulement pour la mise en alerte de l'Insecte, à qui elles signalent dans l'obscurité de sa cachette (crevasse, trou, recoin...) un changement dans l'occupation de la pièce ou du terrier.

Il est possible de détruire ou de bloquer ces longues soies avec des gouttelettes de cire. Dans ces conditions, nous augmentons le nombre des mouvements de toilettage, l'Insecte passe de nombreuses fois son antenne entre les tarses de ses pattes antérieures. Si ce comportement est peu fréquent chez le Triatome normal, il est souvent effectué par le *Rhodnius*; il est vrai que ce dernier a, dans les élevages, le corps en général souillé par les déjections de ses congénères.. Malgré ces perturbations, les Insectes arrivent à s'orienter et à se nourrir; il existe donc d'autres facteurs qui alertent l'Insecte. Il en est ainsi des courants d'air qui, en déplaçant les articles antennaires, agissent sur les récepteurs internes (organes de Johnston).

2 - Les Chimiorécepteurs.

Nous avons reconnu trois types de sensilles avec pores, deux d'entre elles possèdent des récepteurs dont certains sont activés par des substances d'origine animale: ammoniac, acide lactique L(+), acide pyruvique, acide

n-butyrique, vapeur d'eau. Ces substances sont contenues ou se forment lors de la fermentation de la sueur, de l'urine ou du sang chez les animaux ou l'homme. Il est intéressant de noter que c'est surtout l'isomère L(+) de l'acide lactique que l'on trouve dans la sueur, qui est actif; la forme D(-) est soit inactive, soit très peu active.

La quantité d'acide lactique L(+) dans la sueur est comprise entre 30 et 300 mg pour 100 ml; les réponses électrophysiologiques présentées figure 23 sont obtenues pour des concentrations de 1/1000 soit 100 mg dans 100 ml d'eau.

La quantité d'ammoniac présente dans la sueur varie entre 6 et 29 millimoles par litre, les solutions testées sont très efficaces à 10 millimoles par litre.

De telles substances ont été reconnues attractives pour les Moustiques (SKINNER & coll. 1965; MÜLLER, 1968; ACREE & coll., 1968; DAVIS, 1973), les Mouches hématophages : *Stomoxys calcitrans* (KRIJGSMAN, 1930; GATEHOUSE, 1970 a & b).

A la suite de piégeages de Moustiques femelles (*Aedes aegypti*) avec des composés ayant une structure chimique apparentée à l'acide lactique, CARLSON & coll. (1972), ont établi des rapports entre le pourcentage de Moustiques capturés par ces composés, et le pourcentage des mêmes Moustiques attirés par l'acide lactique L (+). Leurs conclusions sont les suivantes : 17 produits sont aussi actifs ou plus actifs que l'acide lactique. Les acides carboxyliques ayant 2 à 5 atomes de carbone et une substitution en alpha telle que hydroxy-, oxo-, mercapto-, bromo-, chloro-, mais non méthyl- ou amino-, sont de bons attractifs pour les femelles du Moustique de la fièvre jaune. Deux acides : bêta-hydroxy- et bêta-mercapto- sont aussi actifs. Il semble clair que les produits doivent posséder un groupement acide (COOH) libre, les esters ne sont pas actifs.

ACREE & coll., (1958), constatent que l'adjonction de gaz carbonique (2,5 ml/mn dans un courant d'azote de 2,5 l/mn), renforce considérablement le pourcentage des Moustiques attirés par un tube contenant 10µg d'acide lactique L(+).

Les résultats comportementaux obtenus sur la Mouche *Stomoxys calcitrans* par GATEHOUSE & LEWIS (1973), suggèrent que le gaz carbonique induit un vol contre le vent, mais l'odeur émanant de la peau permet une orientation plus précise vers la source odorante.

Mais dans tous les cas, les composés chimiques n'ont jamais un effet attractif aussi grand que l'hôte lui-même. C'est vraisemblablement une mixture d'odeurs, agissant sur de nombreux récepteurs, qui va déterminer la réaction comportementale. C'est ainsi que l'on interprète le fait que certains individus "attirent" et sont piqués plus souvent par les Moustiques, que d'autres. De plus, seule la sueur fraîche est attractive pour certains Moustiques, dès qu'elle a fermenté elle est répulsive; celle qui est prélevée sur les bras n'a pas le même effet que celle recueillie sur une autre partie du corps.

Nous avons tenté d'attirer les Triatomes avec les substances reconnues actives par électrophysiologie, mais sans résultats probants; comme nous l'indiquions, les conditions climatiques ne sont en rien comparables à celles qui règnent dans le pays d'origine des Triatomes.

Le Triatome possède donc sur ses antennes, des sensilles que l'on peut classer dans les "spécialistes à faible spécificité", et qui, par analogie avec ce que l'on connaît sur les autres Hématophages, doivent jouer un rôle dans la phase d'orientation à distance du comportement alimentaire; mais les preuves comportementales directes nous manquent.

CHAPITRE II

ORIENTATION A COURTE DISTANCE, RELEVEMENT DU ROSTRE.

A - ETUDE DESCRIPTIVE.

Sur des animaux élevés en captivité et nourris sur un lapin maintenu en contention, nous pouvons plus facilement observer cette phase.

Les quelques photographies de la planche X résument le comportement de l'Insecte .

A) - Dans leurs tubes d'élevage , les Triatomes au repos, sont appliqués sur leur support en papier filtre, de préférence dans un pli, les pattes méso- et métathoraciques sont dirigées vers l'arrière et recouvertes par l'abdomen; les pattes prothoraciques ainsi que les antennes, sont étendues vers l'avant et presque parallèles.

B) - En déplaçant le tube pour amener son ouverture en contact avec la peau rasée du ventre d'un lapin, l'Insecte alerté se soulève, les pattes mésothoraciques sont perpendiculaires au grand axe du corps, les pattes pro- et métathoraciques s'écartent et les antennes font entre elles un angle de 90°.

Les antennes sont déplacées rapidement et maintenues quelques instants dans les différentes directions de l'espace, l'Insecte au bout de quelques secondes, s'oriente et en continuant à effectuer avec ses antennes, des mouvements de sémaphore, se dirige vers l'hôte.

C) - Arrivé à 2 ou 3 cm de la peau et le plus souvent avant tout contact de ses antennes, il relève son rostre et en applique l'extrémité contre l'épiderme; la phase d'orientation à courte distance est terminée, les stylets entrent maintenant en action. Pendant la phase de pompage du sang, l'Insecte demeure immobile, les antennes sont perpendiculaires au grand axe de la tête et pratiquement parallèles à la peau de l'hôte (Pl.X, C)

Le scape et le pédicelle font un angle de 120° environ. Le premier article du fouet est dans le prolongement du pédicelle; le deuxième article, presque aligné, est légèrement dirigé vers l'avant, il fait un angle de 170° environ avec le premier article.

D) L'Insecte, lorsqu'il est complètement gorgé, ou lorsqu'il est dérangé, désinsère ses stylets ; fréquemment il défèque immédiatement après et continue à être très actif.

Pour les *Rhodnius* (adultes ou larves), les séquences sont semblables ; les photographies E et F montrent un adulte en fin de repas : les antennes sont rejetées en arrière, l'abdomen est distendu. Le rostre est le plus souvent, dans l'alignement du corps mais, comme l'indiquent les photographies E et F, ce n'est pas obligatoire.

Planche X - Les différentes postures du Triatome et du *Rhodnius* : avant, pendant et après le repas.

En A - Le Triatome au repos est appliqué sur son support, les pattes méso- et métathoraciques sont repliées, les pattes antérieures et les antennes sont étendues vers l'avant.

En B - L'Insecte alerté commence par écarter ses antennes, puis ses pattes mésothoraciques ; lorsque l'hôte demeure à proximité, l'Insecte se soulève sur ses pattes et commence des mouvements de sénaphore avec ses antennes et se dirige vers l'hôte.

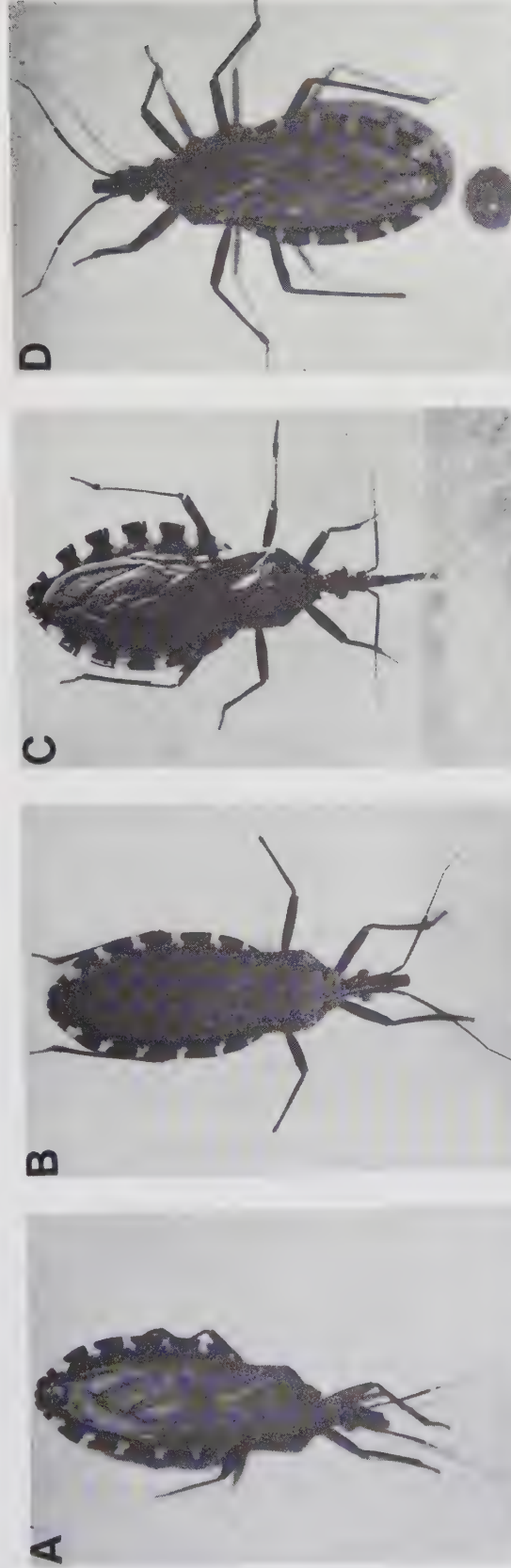
En C - Le rostre est appliqué sur la peau, et les stylets entrent en jeu. Pendant toute la phase d'engorgement, les antennes sont perpendiculaires à l'axe de la tête de l'Insecte, parallèlement à la peau de l'hôte.

En D - L'Insecte, dérangé par un mouvement de l'hôte, se déplace, défèque, et continue à être très actif ; il s'oriente et pique à nouveau s'il n'est pas complètement gorgé.

En E & F - Deux *Rhodnius* adultes en fin de repas. Les antennes sont un peu plus rejetées en arrière, que chez le Triatome.

En G - Les deux larves de *Rhodnius* ont été amputées de l'article distal de leur fouet antennaire, ce qui ne les empêche nullement de s'orienter, de piquer et de s'alimenter normalement.

Les Insectes piquent la peau rasée d'un Lapin. La longueur moyenne d'un Triatome adulte sans les antennes, est de 25mm ; celle d'un *Rhodnius* adulte, est de 19mm.



B - IMPORTANCE DES RECEPTEURS ANTENNAIRES.

Les Insectes s'orientent normalement dans l'obscurité, même si l'extrémité de leur rostre est amputée (WIGGLESWORTH & GILLET, 1934; KRAUS, 1957).

Les récepteurs antennaires sont donc les plus importants; nous avons vu la fonction des différents types de sensilles de l'antenne, leur répartition très particulière chez les larves, va nous permettre de réaliser une première série d'expériences.

1 - Quels sont les types de sensilles nécessaires ?

La photographie G de la planche X représente deux larves de *Rhodnius* privées du deuxième article de leur fouet antennaire. Ces Insectes ne possèdent donc plus les sensilles que nous avons reconnues comme ayant une fonction olfactive. Pourtant, elles réussissent à s'orienter et à s'alimenter presque aussi rapidement que les larves intactes.

Pour estimer les possibilités de telles larves, nous allons comparer la prise de poids de larves (L5) de *Rhodnius* ayant subi des ablations bilatérales partielles d'articles antennaires. Nous avons fait quatre lots de 10 animaux de même âge, à jeun depuis 16 jours. (fig.74).

- a) antennes intactes (F2 + F1 + P + S)
- b) 2ème article du fouet, exclu (F1 + P + S)
- c) Deux articles du fouet, exclus (P + S)
- d) Deux articles du fouet + pédicelle, exclus (S).

Les larves dans leur tube d'élevage, sont pesées toutes les cinq minutes. Elles disposent, pour s'alimenter, de huit périodes consécutives de cinq minutes, mais elles doivent se réorienter et insérer leurs stylets à chaque fois, pour pouvoir continuer à se nourrir.

Les courbes de la figure 74 montrent que les larves auxquelles il manque uniquement le deuxième article du fouet, ont une courbe de prise de poids régulière et les quantités de sang absorbées correspondent à 80% de celles des larves intactes. Les deux autres groupes d'Insectes mutilés, sont beaucoup plus handicapés, ils ne prennent que de 10 à 20% du poids de sang ingéré par les larves intactes.

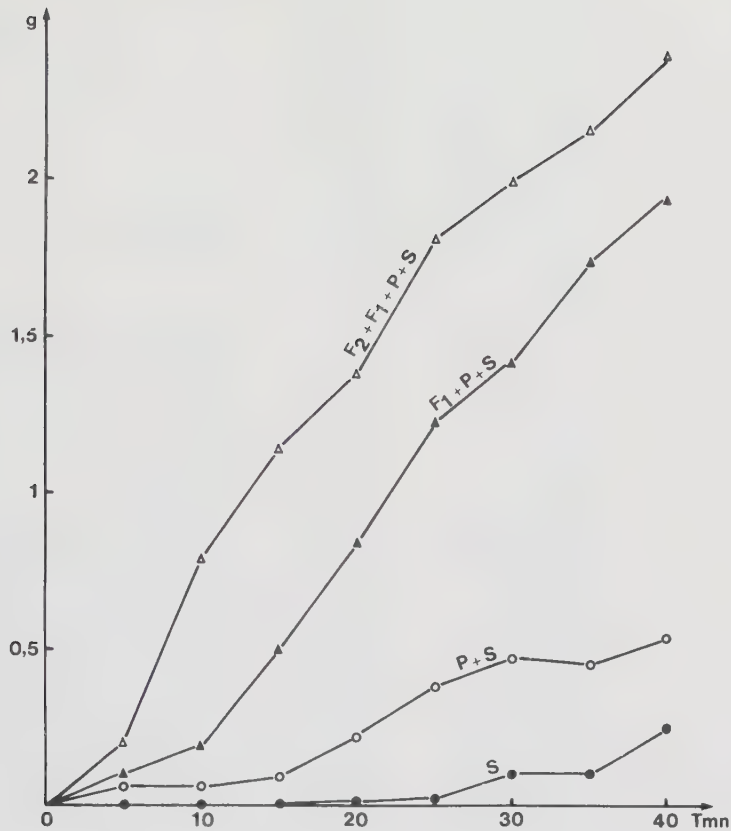


Fig. 74 - Comparaison des prises pondérales de sang par des nymphes de *Rhodnius*, avec des antennes intactes, ou partiellement mutilées. Les insectes de même âge ont été opérés bilatéralement 8 jours avant l'expérience, et sont à jeun depuis leur dernière mue (16 jours avant). Les larves groupées par dix, leur tube d'élevage est disposé sur un lapin et nous pesons chaque tube toutes les cinq minutes. Les courbes expriment les poids de sang ingéré par 10 larves en fonction du temps. Sur chaque courbe, nous indiquons les articles antennaires qui restent. (F2 et F1 : articles du fouet; P.: pédicelle; S.:scape). Les larves amputées bilatéralement de l'article distal du fouet antennaire (F2), ne possèdent plus les nombreuses sensilles du type Df; Ef et Ff. Le retentissement sur la prise de poids après 8 réorientations successives est faible (20%). Plus l'antenne est réduite, plus les insectes sont inactifs, avec le temps, et si ils ne sont pas dérangés, ils réussiraient cependant à piquer et se gorger.

Les Insectes privés de l'article distal du fouet (2ème article) ne sont que peu handicapés, les nombreuses sensilles des types D, E, et F présentes sur cet article n'ont donc pas un rôle primordial pour l'orientation à courte distance et le déclenchement des mécanismes assurant le relèvement du rostre.

Sur des larves ainsi privées de leur article antennaire distal, quels sont les types de sensilles qui restent?



Planche XI

Planche XI - En (1) : Schéma des articles de l'antenne d'une larve de Triatome.

En (2) : photo de l'article distal du fouet (F2) montrant que des sensilles nombreuses seront éliminées par amputation de cet article au niveau de la double flèche.

En (3) : Après amputation, l'Insecte possède encore sur son premier article du fouet antennaire (F1), des sensilles Af, Cf et Gf reconnues mécanoréceptrices par électrophysiologie, et des sensilles Hf (encart). Ces dernières comportent trois récepteurs : deux réagissent de façon antagoniste à l'humidité de l'air, la troisième à la température.

En (4) : Une larve de Triatome amputée bilatéralement de ses articles antennaires distaux, s'oriente et tente de piquer un tube de verre sec et propre, porté à 37°C.

Les unités thermoréceptrices des sensilles coeloconiques (Hf), jouent donc un rôle primordial dans l'orientation à courte distance et le mécanisme de déclenchement du relèvement du rostre.

S. : scape ; P. : pédicelle ; F1 et F2 : articles du fouet antennaire.

Etalonnages : photo 1 : 1 millimètre ; photo 2 : 20μ ; photo 3 : 10μ encart : 1μ ; photo 4 : 5 millimètres.

L'examen du 1er article du fouet au microscope électronique à balayage (planche XI, photo 3) montre que les sensilles sont peu nombreuses.

- De grandes *sensilla chaetica* (A_f) mécanoréceptrices phasiques, qui ont un rôle tactile. Comme l'indiquent WIGGLESWORTH & GILLET (1934), l'Insecte retire son antenne quand, sous contrôle à la loupe binoculaire, l'une d'elles s'est déplacée.

- Des petites *sensilla trichotæa* (C_f), articulées à la base, qui sont mécanoréceptrices; nous pensons qu'elles sont excitées lorsque l'Insecte nettoie ses antennes en les passant entre les tarses.

- Des *sensilla campaniformia* (Gf), tactiles phasiques, qui répondent lors de déformations de la cuticule.

- Enfin, des *sensilla coeloconica* (H_f) avec trois neurones qui réagissent fort bien à l'approche du doigt, et dont nous avons étudié en détail, par électrophysiologie, les réactions. L'une réagit à l'humidité, l'autre à la sécheresse, et la troisième à la température. C'est cette dernière catégorie de sensilles, qui nous semble seule utilisable chez ces larves amputées du deuxième article du fouet pour la détection de l'hôte à quelques centimètres.

2 - Les stimuli hygrométriques sont-ils indispensables ?

Etant donné qu'autour des Mammifères et de l'Homme, hôtes habituels des Réduvidés, existe un gradient d'humidité, il paraît très concevable d'admettre que la haute sensibilité du système de récepteurs à l'humidité et à la sécheresse, soit utilisée pour la détection de l'hôte. Cependant, nous manquons de preuves comportementales directes: l'Insecte n'est pas nettement attiré ni repoussé par un coton imbibé d'eau, ni comme l'indiquent WIGGLESWORTH & GILLET (1934), par un tissu humide recouvrant un tube.

3 - Le stimulus thermique, est-il suffisant?

En manipulant un bocal d'élevage contenant des Réduvides : Triatomes ou *Rhodnius*, on constate que les Insectes sont attirés par les régions du récipient, tiédies par le contact de la main, et qu'ils étendent leur rostre et tentent de piquer à travers la paroi de verre.

Cette constatation, faite par tous les observateurs qui ont eu à manipuler des Réduvides, montre que l'Insecte possède des thermorécepteurs et que le stimulus thermique seul, est suffisant pour l'attirer.

WIGGLESWORTH & GILLET (1934), suggèrent que les récepteurs sont localisés dans les sensilles couchées, à parois épaisses, présentes sur les deux articles du fouet antennaire de l'adulte.

Mais, après avoir constaté que ces sensilles sont localisées uniquement sur le dernier article du fouet antennaire chez les larves, et que les Insectes privés de toutes ces sensilles s'alimentent pratiquement comme les larves normales, nous pensons qu'elles ne sont pas en cause

La photographie 4 de la planche XI, nous montre une larve de Triatome amputée du deuxième article du fouet antennaire; après s'être orientée, elle tente de piquer un tube de verre sec et propre à 37°C. Dans ces conditions, le stimulus thermique existe seul (l'extérieur du tube a été lavé au mélange sulfochromique, puis rincé, nous ne l'avons pas manipulé et nous avons attendu qu'il soit complètement sec).

Chez les larves amputées du deuxième article du fouet antennaire, l'électrophysiologie permet de préciser que c'est surtout un des neurones des sensilles coeloconiques (dont le rythme est ralenti pour une élévation de température, et accéléré lors d'un refroidissement), qui est influencé par le tube chaud (voir troisième partie, chapitre I (C) ; figure 39, p.143). Nous savons que le stimulus thermique affecte un peu le rythme des cellules hygro- et xéroréceptrices. De plus, autour d'un tube chaud, l'humidité relative est plus faible que dans l'air ambiant ; comme ce faible gradient est inverse par rapport à celui qui existe normalement au voisinage d'un Mammifère, du fait que l'Insecte s'oriente et déploie son rostre dans les deux cas, c'est que cette faible variation, n'est pas prise en compte.

De nombreux Insectes commencent leur phase d'orientation à grande distance en volant horizontalement face au vent. Les Moustiques, comme l'indique DAYKIN (1967) possèdent un dispositif de détection pour les courants d'air

verticaux se dirigeant vers le haut ou vers le bas, ils intègrent d'ailleurs ces informations avec des stimuli visuels pour réussir leur orientation en vol dans de l'air en mouvement.

L'hypothèse d'une orientation basée sur la détection des courants de convection est à envisager, mais nous ne pensons pas que ces courants interviennent car dans son bocal d'élevage l'Insecte s'oriente vers n'importe quel point de la paroi lorsque celle-ci est chauffée, que cette région soit sur un même plan que lui au dessus ou au dessous.

Le stimulus thermique semble donc seul en cause ; dans ces conditions, à notre avis, la cellule des sensilles coeloconiques réagissant à la température dans les tests électrophysiologiques, peut être qualifiée de thermoréceptrice.

En raison du fait que son rythme augmente lors d'un refroidissement, l'usage établi depuis les travaux sur les Vertébrés (ZOTTERMAN), veut que l'on désigne un tel récepteur sous le nom de récepteur du froid (cold receptor). Chaque antenne possède quelques dizaines de récepteurs thermiques de ce type. L'Insecte, tout en se déplaçant, effectue des mouvements antennaires; il est donc probable que les récepteurs exposés d'un côté, sont chauffés puis refroidis dans les secondes qui suivent, lorsque l'Insecte balaye puis maintient son antenne dans un nouveau secteur de son environnement. L'arrêt de rythme produit par le chauffage, apporte autant de renseignements que l'accélération de rythme indiquant un éloignement ou un changement d'orientation de l'antenne par rapport à la source chaude.

A notre avis, au lieu de dire: le Triatome repère son hôte à sang chaud avec des récepteurs au froid, il vaudrait mieux parler de thermorécepteurs qui accélèrent au froid.

Ces récepteurs du Triatome sont comparables quant à leur rôle aux thermorécepteurs qui accélèrent au chaud, des *Boïdae* et *Crotalidae* (BULLOCK & COWLES, 1952) et nous pensons avoir démontré que l'Insecte les utilise au moins dans la phase d'orientation à courte distance.

CHAPITRE III.

L'ACTE HEMATOPHAGE

Cette étape commence lorsque l'extrémité du labium est appliquée à la surface de l'épiderme. L'Insecte tel qu'il est représenté planche X (C), est pratiquement immobile ; il n'effectue que de légers ajustements posturaux si son hôte bouge. Par contre, les pièces buccales et en particulier les stylets maxillaires, effectuent des mouvements complexes à l'intérieur du derme.

Les différentes séquences des mouvements des stylets à l'intérieur des tissus du Vertébré parasité, sont maintenant bien connues chez les Réduvidés depuis les travaux de BARTH (1952), LAVOIEPIERRE & coll. (1959), FRIEND (1965), SMITH & coll. (1970) et FRIEND & coll. (1971a).

A - FORMATION DU COLLIER

FRIEND & SMITH (1971a), signalent chez *Rhodnius*, la sécrétion d'un liquide en provenance de l'extrémité du rostre. Ce liquide durcit rapidement et forme une structure conique : le collier qui entoure l'extrémité du labium et le colle à l'épiderme. Il est insoluble dans l'eau et possède des qualités mécaniques suffisantes pour garder sa forme après le retrait du labium. Un nouveau collier est formé chaque fois que le labium est réappliqué sur la peau après l'interruption d'une prise de nourriture. Le collier ne semble pas absolument indispensable au pompage du sang, il ne joue pas le rôle d'un joint scellant le labium à l'épiderme.

Lors de la perforation de la peau par les mandibules, il empêcherait les mouvements latéraux du labium par rapport à la surface de l'épiderme.

Des formations semblables à ce collier, se retrouvent chez d'autres Hémiptères (Homoptères et Pentatomorphes) qui secrètent une gaine, laquelle entoure les stylets et, contrairement au collier, pénètre dans les tissus.

B - MOUVEMENTS DES MANDIBULES

Les deux stylets mandibulaires sortent du rostre en écartant une petite pièce triangulaire qui, au repos, obture l'ouverture du passage des stylets (pl. VIII). Leurs extrémités sont rigides et acérées, ce qui leur permet de perforer la peau et de pénétrer dans les tissus. Durant leur progression, leurs pointes ne demeurent pas jointives, elles sont animées de rapides mouvements longitudinaux alternatifs. Les stylets mandibulaires ne sortent pas beaucoup du rostre (1 millimètre environ), ils ne suivent pas les maxilles jusqu'au niveau des vaisseaux sanguins, comme cela se produit chez le Moustique (DICKERSON & LAVOIEPIERRE, 1959). Ils demeurent ancrés dans les couches superficielles de la peau et cessent tout mouvement après le passage des stylets maxillaires.

Leur rôle, n'est pas de produire la lésion des capillaires, comme c'est le cas chez certains Diptères piqueurs (GORDON & coll., 1948), mais seulement de percer la peau pour permettre le passage des stylets maxillaires, puis d'ancrer solidement le rostre, grâce aux dents recourbées vers l'arrière, que porte leur face convexe.

Chaque stylet mandibulaire est innervé par dix cellules sensorielles dont cinq seulement possèdent des dendrites allant jusqu'à l'extrémité (voir deuxième partie, chapitre II, D).

Nous avons montré (troisième partie, chapitre III, A), que ces neurones étaient activés de façon phasique ou phasicotonique, lors de déplacements de l'apex des stylets. Le système nerveux central, est donc bien

informé de toutes les déformations et de toutes les tensions qui se produisent au niveau de la cuticule des stylets. Cependant, nous n'avons trouvé ni récepteur chimique, ni récepteur thermique, au niveau des stylets mandibulaires.

Le nombre des cellules nerveuses peut nous paraître élevé par rapport au rôle relativement réduit, des mandibules. Le grand nombre d'axones (dix, dans chaque nerf), a limité nos possibilités d'investigations électrophysiologiques. Le rôle des neurones à dendrite courte, reste énigmatique. Vu leur situation, très interne au niveau de l'organe styligène, nous pensons qu'ils ne peuvent que détecter des déformations au niveau de cette région. Ces déformations pourraient se produire lorsque les stylets subissent des tractions trop importantes, lors des mouvements de l'hôte par exemple. Ces neurones joueraient alors un rôle de "récepteurs d'alarme", ainsi, l'ancrage serait rompu avant la détérioration des stylets.

C - MOUVEMENTS DES MAXILLES

Les premiers travaux concernant l'étude des mouvements des pièces buccales d'un Arthropode dans les tissus d'un animal vivant, sont dus à GORDON & LUMSDEN (1939). Une revue bibliographique et un important travail sur les Réduvidés, ont été effectués par LAVOPIERRE & coll., (1959). Leurs observations portent sur les mouvements des pièces buccales d'un Insecte en train de piquer la tranche de l'oreille d'une Souris. Ils constatent que le faisceau des stylets coaptés, est très flexible, qu'il pénètre profondément dans les tissus et qu'il est protracté tantôt dans une direction, tantôt dans une autre. Au cours de ces mouvements, de petits vaisseaux sont lésés et il en résulte de légers épanchements sanguins. L'Insecte ne pompe pas ce sang, il ne commence à se nourrir, que lorsque les extrémités des stylets maxillaires, sont à l'intérieur d'un vaisseau sanguin. Ces auteurs complètent leurs observations, par une étude histologique de tissus contenant des pièces buccales de Triatome, en place. Les schémas qu'ils donnent, montrent que le maxillaire gauche peut être plus ou moins positionné en retrait par rapport au droit. Dans ce cas, son extrémité

recourbée vers l'extérieur, démasque l'ouverture du canal alimentaire, formant ce qu'ils appellent la "bouche fonctionnelle".

1 - Décomposition du mouvement en phases

FRIEND & SMITH (1971a), publient leurs observations et des photographies de stylets de *Rhodnius*, se nourrissant d'un régime artificiel après perforation d'une membrane caoutchoutée.

Ils décrivent une phase de sondage, au cours de laquelle les maxilles sont alternativement poussées et retirées à l'intérieur du liquide nourricier, pendant une période de quinze à vingt cinq secondes. A chaque poussée qui dure environ deux secondes, les maxilles "claquent" d'un côté et reviennent, ceci, environ cinq fois par seconde. Immédiatement après cette phase, les maxilles sont retirées en une seconde presque au niveau des mandibules, il n'y a pas de battements pendant ce retrait. Aussitôt après, une nouvelle poussée est effectuée. Un cycle complet de protraction et de retrait prend deux à trois secondes. Durant toute cette phase, les deux maxilles apparaissent avec leurs pointes maintenues accolées.

A intervalles irréguliers, apparaît un second type d'activité : les maxilles cessent de se déplacer, les pointes étant décalées. Dès que la bouche est ouverte, il y a aspiration du liquide. L'utilisation d'une suspension diluée d'hématies de Grenouille, permet à ces auteurs, de constater que les aspirations sont pulsatiles à la fréquence de 5 par seconde. Pendant cet échantillonnage qui dure une seconde au moins, ils n'observent pas d'éjection de salive, celle-ci est émise avant et est reprise avec la nourriture. Typiquement, une à trois périodes d'échantillonnage, se produisent durant les dix à vingt secondes de la phase de sondage.

- Si la nourriture ne contient pas de phago-stimulants tels que les phosphonucleosides, la phase suivante de pompage n'a pas lieu (FRIEND & SMITH, 1971b).
- Si le liquide offert n'est constitué que d'une solution saline, l'Insecte salive, effectue des mouvements maxillaires et des prises d'échantillons, mais ne se gorge pas, il désinsère même ses stylets et pique un peu plus loin.
- Si la nourriture contient de l'acide adénosine triphosphorique (A.T.P.), après une phase d'échantillonnage qui dure de dix à vingt secondes, la bouche demeure ouverte ; au début, la maxille gauche est légèrement reculée par rapport à la droite, puis le décalage s'accroît, sa pointe fait alors un angle de 90° avec le stylet droit.

Les mouvements de pompage sont pulsatiles, irréguliers au début, ils se régularisent, deviennent moins évidents et atteignent une fréquence de 5 à 6 par seconde. Cette phase de pompage dure jusqu'à ce que l'Insecte soit complètement gorgé ; elle s'arrête brutalement et les stylets sont alors retirés. Il semble que, pendant toute la période où l'Insecte se nourrit, la salive soit émise à rythme constant.

SMITH & FRIEND (1970), ont mis au point une technique leur permettant d'enregistrer les variations de la résistance électrique, entre une électrode implantée dans l'hémolymphe du thorax d'un *Rhodnius* et une électrode dans le liquide nourricier. Ils enregistrent ainsi les différentes phases du repas de l'Insecte hématophage, nourri sur milieu artificiel, ou sur un lapin.

Utilisant un appareillage de télévision avec vidéo cassette, ces deux auteurs peuvent lire leurs enregistrements à vitesse lente, avec des arrêts sur l'image. Ce dispositif leur permet aussi, d'effectuer une analyse détaillée des mouvements rapides et complexes des stylets et d'interpréter les variations de résistance qu'ils enregistrent. Les grandes chutes de résistance, observées au début de leurs enregistrements, correspondent aux prises d'échantillons, la salivation contribue seulement à fixer le niveau général de la résistance pendant la première phase.

2 - Mécanisme d'ouverture de la bouche fonctionnelle

Les auteurs qui ont étudié les mouvements des pièces buccales in vivo, indiquent que les pointes des stylets peuvent être jointives ou décalées. Lorsque le stylet gauche est en retrait, sa pointe apparaît comme une épine faisant un angle de 45° ou plus avec le grand axe des stylets ; dans ce cas, la bouche est ouverte.

Pour comprendre comment s'effectue le passage d'une position à l'autre, nous avons effectué (BERNARD, 1974), trois types d'observations :

- Nous avons examiné au microscope électronique à balayage, la morphologie fine des stylets coaptés prélevés dans leurs deux positions fonctionnelles (deuxième partie, chapitre II, A).

- Nous avons à nouveau observé les stylets en mouvement sur un animal intact.
- Enfin, nous avons reproduit les mouvements des stylets, en les manoeuvrant en place, sur un animal anesthésié dont la capsule céphalique avait été ouverte.

Les mouvements des stylets sont commandés par des muscles protracteurs et rétracteurs s'insérant au niveau de l'organe styligène. Celui-ci est situé à l'intérieur de la capsule céphalique au niveau des yeux, à une distance de 10 millimètres environ de l'extrémité du rostre. La réalisation des courbures des maxillaires coaptés et la commande à distance de l'ouverture de la bouche, ne peuvent donc s'effectuer que par des dispositifs mécaniques.

Nous avons réalisé les deux dessins A et B de la figure 75 à partir de documents obtenus au microscope à balayage.

Les schémas A1 et B1, sont inspirés des observations de LAVOPIERRE & coll. (1959).

L'examen du dessin A, nous permet de comprendre comment s'effectue la courbure vers la gauche, du couple des stylets maxillaires coaptés. Le maxillaire gauche étant immobilisé si le droit est avancé, son redan bute sur le talon du maxillaire gauche et l'ensemble s'incurve vers la gauche.

L'examen du dessin B, nous montre que, lorsque le redan du maxillaire droit dépasse la région du talon du maxillaire gauche, il provoque le basculement de la pointe de ce dernier, débouchant ainsi l'ouverture du canal alimentaire. L'ouverture de la bouche est maintenue, car le talon s'est engagé dans une gouttière marginale ; le pliage vers l'extérieur, de la pointe du maxillaire gauche, est facilité par l'ouverture d'une encoche située sur les bords de la région où s'effectue la déformation.

En disséquant la partie inférieure du crâne d'un Triatome, nous pouvons, à l'aide de deux paires de pinces fines, saisir les organes styligènes maxillaires droit et gauche et les déplacer, tout en observant à la loupe binoculaire, les mouvements de l'extrémité des stylets. Ainsi, une protraction du maxillaire droit, alors que le gauche est fixé, provoque d'abord une courbure vers la gauche. Il est possible de maintenir les stylets ainsi courbés dans ce sens et ce n'est qu'en insistant en fin de course, ou en effectuant le mouvement d'un petit coup sec, que nous obtenons le dépassement du talon par le redan ; ce qui provoque le basculement de la pointe du stylet gauche et le démasquage de l'ouverture du canal alimentaire.

En reculant rapidement le maxillaire droit, nous pouvons obtenir un mouvement de flexion vers la droite, mais il n'est pas possible de maintenir le faisceau courbé de ce côté ; ceci, du fait de l'absence d'un système de butée ou d'accrochage dans ce sens, au niveau des pointes.

Il est par contre possible d'obtenir une courbure vers le bas, ou vers le haut, en effectuant de légers mouvements de rotation des stylets.

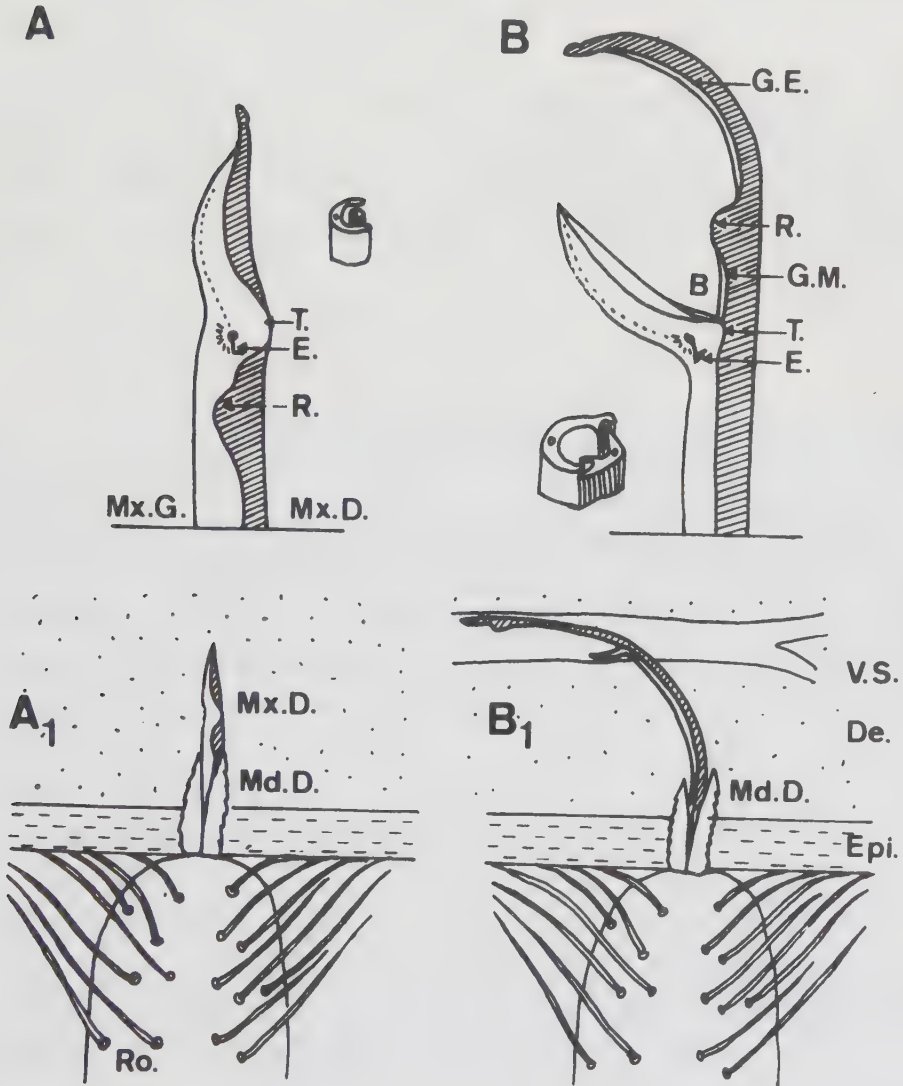


Fig. 75 - Ces schémas montrent le mécanisme d'ouverture de la bouche fonctionnelle. Le stylet maxillaire droit est représenté hachuré.

En A - La bouche est fermée, les pointes des stylets sont jointives, le talon du maxillaire gauche anserre la partie subterminale du stylet droit juste en avant du redan. Les stylets ont cette position, figurée en A₁, lorsqu'ils pénètrent et explorent le derme et lorsqu'ils détectent et traversent la paroi des vaisseaux sanguins.

En B - La bouche est ouverte, les deux stylets sont coaptés sauf aux extrémités, le maxillaire droit dépasse le gauche. Le redan du maxillaire droit en passant au niveau du talon du maxillaire gauche provoque le basculement de l'extrémité de ce dernier. L'engagement du talon dans la rainure marginale maintient le démasquage de l'ouverture du canal alimentaire. Nous pensons que l'ouverture de la bouche est effectuée lorsque les stylets sont dans la lumière du vaisseau sanguin, c'est ce que nous figurons en B₁.

LAVOIEPIERRE & coll. (1959), ont observé que le Triatome ne se nourrit pas du sang provenant d'hémorragies sous cutanées, mais qu'il introduit ses stylets maxillaires à l'intérieur de petits vaisseaux et l'aspiration du sang commence aussitôt. Ceci se traduit par une diminution du diamètre du vaisseau.

Nous pensons que les pointes des stylets restent jointives pendant l'exploration du derme et la pénétration des parois du vaisseau. Le basculement de l'extrémité du maxillaire gauche, n'est effectué que lorsque les pointes des stylets sont parvenues à l'intérieur de la lumière de l'artériole ou de la veinule. Il suffit alors à l'Insecte, d'avancer un peu plus le maxillaire droit, pour réaliser l'ouverture mécanique du canal alimentaire.

3 - Rôle des cellules sensorielles des stylets maxillaires

L'étude électrophysiologique, permet de déterminer quels stimuli sont efficaces et quelles sont les limites de la sensibilité des différents récepteurs d'un organe. Les renseignements obtenus permettent de compléter une étude de physiologie générale, mais, ils ne suffisent pas pour préciser le rôle joué par ces organes dans le comportement normal de l'animal.

a) - Rôle lors de modifications de la composition du milieu

Le fait que la stimulation des stylets, à l'aide des différentes substances chimiques que la Punaise pourrait, à notre avis, rencontrer dans les conditions naturelles (sang, solutions salines et sucrées à diverses concentrations), ne produit pas de modification de l'activité des récepteurs, permet de supposer qu'il ne s'agit pas de chimiorécepteurs. Ils ne jouent donc pas de rôle dans l'olfaction et la gustation ; en particulier, ils n'interviennent pas dans le contrôle de la qualité des repas. L'absence de réponses lors de tests avec des produits fortement dépolarisants, comme le chlorure de potassium en solution trois fois moléculaire, confirme cette interprétation.

b) - Influence des facteurs : humidité et température

Les deux récepteurs G et M sont très sensibles aux variations de l'humidité de l'air, mais leurs réponses sont conjointement influencées par les variations de température.

La question est maintenant de savoir : premièrement, si ces récepteurs sont exposés, dans les conditions normales de vie de l'Insecte, à des stimulations hygrométriques et thermiques variables ; et, deuxièmement, si l'Insecte utilise ses stylets comme hygrorécepteurs ou comme thermorécepteurs ?

+ *Exposition dans les conditions naturelles :*

L'environnement d'un Mammifère présente un fort gradient de température et d'humidité. Le Triatome détecte son hôte grâce aux récepteurs de ses antennes, et le réflexe de relèvement de la trompe, se produit le plus souvent avant d'atteindre l'hôte. L'Insecte parcourt le dernier centimètre, le rostre déplié ; lorsqu'il y a un obstacle entre la surface de l'épiderme et la pointe du rostre (un bas de nylon et 1 millimètre de fourrure par exemple), les stylets peuvent traverser cet espace.

Nous avons constaté que l'Insecte sort spontanément ses stylets dans l'air, ceci surtout lorsqu'il est manipulé ou maintenu en contention ; dans ce cas, leurs extrémités baignent en général dans une goutte de salive, ce qui les soustrait à l'action de l'air.

Nous pouvons rapprocher ce fait, du phénomène d'humidification permanente de la surface de l'oeil, chez les Mammifères.

Nous pensons que les stylets, lorsqu'ils ne sont, ni dans le labium, ni dans les tissus d'un animal, sont humidifiés en permanence par un apport de salive et par des rétractions fréquentes.

+ *Utilisation des possibilités réceptrices :*

- **Fonction hygroréceptrice** Si nous déposons une petite goutte d'eau sur les parois extérieures d'un béccher contenant de l'eau chaude entre 37 et 40°C, une Punaise placée à proximité, déploie son rostre et essaie de piquer la paroi de verre ; elle ne semble pas attirée par la goutte liquide. De plus, elle pique des membranes caoutchoutées, même si celles-ci sont parfaitement sèches, pourvu qu'elles soient portées à la température du corps d'un Mammifère.

Les preuves comportementales, nous manquent donc, pour classer les récepteurs des stylets parmi les hygrorécepteurs, et ceci, malgré leur grande sensibilité aux variations d'humidité.

- Fonction thermoréceptrice

Les variations de température, n'agissent pas seules sur les récepteurs des stylets, mais une élévation de température, augmente la sensibilité du récepteur lors de stimulations hygrométriques ou mécaniques.

Nous pensons que la température agit en augmentant l'amplitude du potentiel de récepteur, comme cela a été montré au niveau du corpuscule de Pacini par ISHIKO & LOEWENSTEIN (1961), et, chez les Insectes, au niveau des récepteurs gustatifs de la Mouche (GILLARY, 1966). L'extrémité des dendrites des récepteurs, subit une élévation de température de plus de 10 degrés, lorsque les stylets pénètrent dans le derme des Vertébrés à sang chaud.

L'activité de ces récepteurs, est influencée par la température, mais nous ne pensons pas qu'ils soient utilisés comme thermorécepteurs.

- Fonction mécanoréceptrice

Les trois neurones sont activés par des déformations de la partie chitinisée renfermant les dendrites (troisième partie, chapitre III, C) ; le maximum de sensibilité étant localisé à l'extrémité. Lors de la prise de nourriture, la sensibilité tactile de cette partie distale sera renforcée par l'action de la température.

Nous pensons que ces unités sensorielles, ont un rôle de récepteurs tactiles. Des mouvements de courte durée et de faible amplitude (se reproduisant au rythme de 100 par minute), appliqués à l'extrême pointe du stylet, activent de façon synchrone, l'unité G (fig. 53). Nous pouvons ainsi comprendre comment l'Insecte détecte les pulsations des petits vaisseaux.

L'animal est renseigné sur l'état de la courbure de ses stylets, par l'activité de l'unité P. Les déformations de la gouttière d'un stylet, provoquées par le glissement de l'autre stylet coapté, agissent aussi sur les trois unités. C'est ce type de déformation que nous réalisons en effectuant des tractions, des compressions, ou des déformations du stylet.

Les variations d'humidité, en déformant la cuticule des stylets, excitent ainsi artificiellement les dendrites de mécanorécepteurs.

Les stylets qui ont un diamètre de l'ordre du micron à la pointe, et une forme complexe avec des rainures et des saillies, ne peuvent être stimulés mécaniquement que de façon grossière, avec nos micromanipulateurs.

Nous avons tenté de déplacer un stylet et d'enregistrer sur l'autre, mais, la petite taille des organes et la fragilité du nerf, ne nous ont pas permis pour l'instant, de reproduire et d'enregistrer sur le nerf, dans des conditions satisfaisantes, des mouvements complexes tels que l'ouverture de la bouche.

CHAPITRE IV

INTERVENTION DES AUTRES RECEPTEURS DANS LE COMPORTEMENT ALIMENTAIRE.

A - LES RECEPTEURS DU ROSTRE.

Le triatome ayant repéré sa proie, parcourt le dernier centimètre qui le sépare de la peau de l'hôte, le rostre déplié dans l'alignement du corps. Les récepteurs de l'extrémité du labium sont donc les premiers à prendre contact avec l'hôte.

Pour les Hétéroptères phytophages, le premier contact entre le rostre et le substrat, fournit à l'Insecte des informations décisives pour la poursuite du comportement alimentaire (BONGERS, 1969).

Une étude des sensilles du rostre de *Dysdercus* a été réalisée par SCHOONHOVEN & HENSTRA. D'après l'aspect ultrastructural des sensilles basiconiques (13 sensilles innervées par 3 à 5 neurones), et quelques résultats électrophysiologiques préliminaires, ces auteurs pensent que le rostre possède des chimiorécepteurs de contact.

Le Triatome est surtout pourvu d'un grand nombre de récepteurs tactiles indiquant le moment du contact (mécanorécepteurs phasiques), et le maintien de ce contact (mécanorécepteurs toniques).

Nous n'avons pas mis en évidence de chimiorécepteurs: cependant, les récepteurs courts à collerette cuticulaire S1 et S2 (Planche VIII) situés en petit nombre autour de la région où sortent les stylets, pourraient être des chimiorécepteurs de contact ou des thermorécepteurs. En raison de la présence de salive dans cette région, et de la sécrétion du collier (FRIEND & SMITH, 1971 a), nous rejetons l'hypothèse de la présence d'hygrorécepteurs.

Quoi qu'il en soit, s'il existe des chimiorécepteurs, ils n'ont pas un rôle décisif: l'Insecte pique des membranes artificielles (latex, parafilm), pourvu qu'elles soient à la température du corps d'un Mammifère.

Les informations tactiles permettent à l'Insecte de glisser sa trompe entre les poils de la fourrure du Mammifère, de l'appliquer sur l'épiderme et de maintenir le contact.

Le circuit réflexe entre les récepteurs et les muscles, joue peut-être un rôle dans le tonus du rostre et dans le maintien de l'alignement des différents articles.

Parfois la Punaise change la position de la pointe de son rostre une ou deux fois en début de repas; mais le plus souvent, une fois le contact établi avec l'épiderme, le rostre n'est plus déplacé avant la fin du repas.

Nous ne pensons cependant pas que l'Insecte repère les vaisseaux sous-jacents dès le contact de la peau. Il pique, puis explore rapidement en déplaçant ses stylets dans les tissus, et ne change de place qu'après une exploration rapide avec ses stylets maxillaires.

B - LES RECEPTEURS PHARYNGIENS.

Les Triatomes peuvent être élevés sur des milieux artificiels, mais ces liquides nourriciers ne permettent en général pas le développement des différents stades larvaires jusqu'à l'état adulte (LWOFF & NICOLLE, 1943).

FRIEND (1965), FRIEND & SMITH (1971b), ont montré que les Réduvides ne se gorgeaient d'une solution saline à 0,15 M de chlorure de sodium, que si cette dernière contenait un phosphonucléoside. Ils ont testé de nombreux composés de l'acide adénosine triphosphorique (ATP). Ce dernier induit l'engorgement de 50% des Insectes testés à la concentration de $6,5 \cdot 10^{-6}$ M, mais les auteurs l'utilisent le plus souvent à des concentrations supra-liminaires de 10^{-3} M/l.

Ces auteurs pensent que les récepteurs pharyngiens permettent aux Réduvides, lors des prises d'échantillons, de détecter si ce liquide contient de l'A.T.P., cette substance jouant le rôle de phagostimulant.

Les liquides ingérés seraient donc goûtés au niveau des organes épipharyngiens. Nous ne savons pas si les récepteurs ont tous la même spécificité, ni s'ils sont sensibles à d'autres composés, mais il est probable que c'est aussi au niveau de ces organes, que l'Insecte détecte les composés dissuasifs. Ainsi par exemple, il régurgite le liquide pompé si ce dernier contient de l'alcool butylique.

Nous avons tenté quelques enregistrements sur le nerf frontal mais sans succès. La dissection est assez délicate à cause de la présence dans cette région, des fibres musculaires de la pompe pharyngienne, de plus, le nerf contient de nombreuses fibres motrices.

CONCLUSION:

Les stylets du Triatome sont des pièces cuticulaires portant des sculptures à leurs faces internes, ce qui permet en particulier la coaptation des deux maxilles.

Le forage de l'épiderme est réalisé par des mandibules qui après, assurent l'ancrage de l'Insecte.

Les coaptations des maxilles permettent la réalisation d'un tube creux avec deux canaux indépendants, sauf à l'extrémité. L'un permet l'expulsion de la salive, l'autre le pompage du sang.

L'Insecte déplace ses stylets maxillaires coaptés et explore l'intérieur du derme, c'est probablement l'extrême sensibilité de l'unité mécanoréceptrice G qui lui permet de localiser les vaisseaux sanguins.

Les trois cellules mécanoréceptrices de chaque stylet maxillaire, informent le système nerveux central à tout instant de la position relative des stylets et de leurs déformations. Le système nerveux reçoit aussi des informations en provenance de récepteurs à l'étirement situés au niveau des muscles (BERNARD & PINET observations préliminaires non publiées).

Enfin les récepteurs pharyngiens apportent les renseignements gustatifs. Le pompage est entretenu s'il y a présence de substances phagostimulantes, il y a réjection si le liquide contient des composés dissuasifs.

C'est cet ensemble de structures mécaniques et de contrôles sensoriels, qui permettent à l'Insecte de pratiquer une exploration tactile du derme, de réaliser le délicat raccordement de son canal alimentaire avec un vaisseau sanguin de Mammifère, et contrôler la qualité de son repas.

C - LES RECEPTEURS ABDOMINAUX.

Nous venons de passer en revue les récepteurs permettant à l'Insecte de détecter son hôte , puis d'effectuer son repas de sang.

Quels sont les récepteurs à "feed-back" négatif qui vont déterminer l'arrêt de l'engorgement?

1 - Chez les Diptères.

Les travaux effectués sur le comportement de prise de nourriture chez la Mouche, par DETHIER et son école (1969) et en particulier par GELPERIN (1971 b), montrent que les récepteurs jouant un rôle déterminant, sont des neurones sensoriels répondant à l'étirement. Ils se situent au niveau de l'intestin antérieur (GELPERIN, 1967) et dans les parois abdominales (GELPERIN, 1971 a).

2 - Chez les Hémiptères hématophages Réduvides.

La distension de l'abdomen déclenche en plus de l'arrêt de la prise de nourriture (BENNET-CLARK, 1963), d'autres réflexes (MADDREL, 1963), en particulier l'augmentation de la vitesse de la diurèse : 40% du repas est excrété dans les trois heures qui suivent le repas (MADDREL, 1964). L'initiation du cycle de mue, est aussi déterminée par la distension de l'abdomen chez *Rhodnius prolixus* (WIGGLESWORTH, 1956). Ces réponses réflexes ne se produisent plus après section des nerfs de l'abdomen.

Des réponses électrophysiologiques consécutives à l'étirement des parois abdominales, sont signalées chez *Rhodnius* par VAN DER KLOOT (1960-1961). Plus récemment , ANWYL (1972), a décrit chez cette Punaise une paire de neurones multipolaires dont les dendrites s'étendent sur plusieurs muscles intersegmentaires. L'étude électrophysiologique effectuée par cet auteur, montre qu'il s'agit bien d'un récepteur à l'étirement, dont le rythme de base est modifié de façon phasico-tonique, lors d'un étirement des muscles dorsaux où se situent les dendrites. Il est donc fort probable,

que ces deux neurones soient responsables du déclenchement des réflexes consécutifs à la prise de nourriture et en particulier de l'arrêt du repas.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES ET PERSPECTIVES D'AVENIR

Les récepteurs étudiés, ont comme caractère commun d'appartenir à un même Insecte et de jouer un rôle dans son comportement alimentaire. Nous avons complété l'inventaire des récepteurs qui interviennent aux diverses phases de ce comportement, précisé leur morphologie et déterminé en partie leurs fonctions.

Pour chaque chapitre, nous effectuons une conclusion partielle. Nous allons maintenant indiquer quelles sont les motivations qui nous ont amené à aborder l'étude de si nombreux récepteurs, au lieu de limiter nos investigations à un seul d'entre eux, en retraçant la chronologie de nos recherches.

Après avoir examiné quelques aspects de l'action de la température sur le tissu nerveux d'Insecte (nerf, fibre, synapse), nous avons voulu étudier les réactions d'un récepteur thermique.

Nous avons choisi comme animal d'expérience, une Punaise hématophage, d'abord le *Rhodnius*, puis le Triatome. Deux circonstances semblaient favorables pour cette étude :

- Cet Insecte possédait certainement des récepteurs thermiques : les expériences comportementales de WIGGLESWORTH & GILLET (1934), confirmées par de nombreux auteurs (NICOLLE & MATHIS, 1941), et aisément reproductibles, ne laissaient plus de doute à ce sujet.

- La technique de dérivation, développée par l'école de SCHNEIDER, permettait d'obtenir des enregistrements unitaires de récepteurs, au niveau des sensilles d'Insectes.

L'électrophysiologie n'a pas permis de confirmer que les sensilles présumées thermiques par WIGGLESWORTH & GILLET, l'étaient réellement, ceci, malgré des essais nombreux et variés.

Nous ne pensons pas qu'elles interviennent dans le comportement alimentaire pour la détection de l'hôte, ni à grande, ni à faible distance ; des tentatives avec les phéromones émises au moment de l'accouplement, ou des phéromones d'alarme si elles existent, restent à envisager.

Toujours dans l'espoir de trouver des thermorécepteurs sur les antennes, nous avons testé les récepteurs des autres sensilles.

Comme la sueur présente sur les doigts, s'est avérée être un stimulus efficace pour certaines catégories de sensilles, nous avons été amené à aborder le problème de l'olfaction et à tester quelques uns des composés de la sueur : l'ammoniac, l'acide lactique L. (+) et D. (-), l'acide pyruvique, l'acide n butyrique.

Pour pouvoir espérer apporter des éléments valables aux résultats déjà obtenus dans le domaine de l'olfaction chez les Insectes, il aurait fallu non seulement acquérir les matériels et les techniques du laboratoire de chimie, mais aussi, que l'un des récepteurs présente les caractéristiques qui rendent son étude abordable. Les stimuli efficaces ont des formules relativement simples, c'est un point intéressant, mais le nombre des récepteurs actifs à la base de chaque sensille, rend l'analyse des enregistrements, difficile.

Non seulement les influx sont nombreux, mais ils changent de forme et de sens lors d'une stimulation ; de même, les caractéristiques du potentiel de récepteur, dépendent des conditions d'enregistrement.

Les sensilles antennaires du Triatome, qui présentent spontanément, lors d'une stimulation olfactive, une évolution de la forme de leurs influx, nous ont semblé favorables pour une étude de physiologie générale. Ceci d'autant plus, que des expériences de polarisations électriques étaient également effectuées au laboratoire par GUILLET, sur un mécanorécepteur. Un travail en collaboration était donc possible, cela permettait une confrontation des observations (sur des récepteurs différents, appartenant à deux Insectes d'espèces éloignées phylogénétiquement), et donnait aux résultats, un caractère plus général.

Nous avons ainsi montré, que, pendant le potentiel de récepteur consécutif au stimulus, la résistance de la préparation diminue ; qu'il est possible en utilisant des courants polarisants, d'augmenter, de diminuer et même d'inverser, le potentiel de récepteur.

Les modifications de la forme et de l'amplitude des influx, que nous obtenons en polarisant artificiellement les récepteurs, nous permettent d'interpréter les variations observées pendant une stimulation naturelle. Nous discutons l'origine des différentes phases qui constituent chaque influx et nous apportons en particulier des éléments qui tendent à confirmer l'origine dendritique de la seconde phase.

Les sensilles antennaires explorées par électrophysiologie n'ayant pas fourni les thermorécepteurs recherchés, nous nous sommes intéressé à d'autres organes de la tête du Triatome.

Les Insectes hématophages possèdent des pièces buccales très modifiées, la preuve de leur innervation ayant été apportée par PINET (1963), il était tentant de rechercher la fonction de leurs neurones.

L'électrophysiologie permet de montrer qu'il s'agit bien de récepteurs réagissant à des stimuli mécaniques, mais dans nos conditions expérimentales, ils sont également influencés par des modifications de l'humidité et de la température de l'air.

Malgré des performances remarquables pour la détection de l'humidité de l'air dans nos conditions expérimentales, nous n'avons pas de preuves comportementales de l'utilisation de ces récepteurs comme hygrorécepteurs et de plus, leur localisation n'est pas en faveur d'une telle fonction. Après discussion, nous concluons que dans les conditions normales, ces récepteurs ont seulement des fonctions mécanoréceptrices et un rôle tactile.

Une particularité de ces neurones des stylets, va retenir notre attention, pour une question de physiologie générale des récepteurs : leur dendrite distale est exceptionnellement longue. PINET, avec qui nous travaillons en collaboration, précisait sur le stylet maxillaire du Triatome, l'organisation ultrastructurale et les dimensions des différents éléments des neurones (10mm de long, 0,8 de diamètre pour la dendrite distale).

Nous avons effectué des stimulations antidromiques afin de savoir si l'information dans cette dendrite, se transmettait sous la forme d'influx. La réponse étant négative, nous avons essayé de calculer quelles doivent être les propriétés de la membrane, permettant la transmission électrotonique d'un potentiel lent, sur une aussi grande distance.

Nous pensons que la gaine cuticulaire, nettement mise en évidence par les études ultrastructurales, contribue à cette augmentation importante de la résistance qui semble indispensable si l'on considère l'hypothèse classique de la transmission d'un potentiel de récepteur.

Le développement des techniques de microscopie électronique à balayage et l'installation à Rennes d'un de ces appareils, vont nous permettre d'effectuer un nouvel examen des antennes. Quelques séances suffisent pour nous montrer l'existence sur les antennes, d'une catégorie de sensilles qui était passée inaperçue lors des observations avec les moyens optiques utilisés jusqu'alors.

L'électrophysiologie des trois récepteurs de ces sensilles coeloconiques, a montré que deux d'entre eux sont très sensibles, de manière antagoniste, aux variations de l'humidité et de la sécheresse de l'air, et que le troisième a un rythme d'influx particulièrement modifié lors de faibles changements de température.

Les expériences comportementales effectuées chez des larves amputées partiellement de leurs articles antennaires, apportent les arguments que l'électrophysiologie seule, ne peut donner. Elles permettent de considérer ces récepteurs comme des thermorécepteurs, et de montrer qu'ils jouent un rôle primordial dans la détection du stimulus à valeur de signal ("signaling device" des auteurs de langue anglaise, ou "Signalgeber" des auteurs de langue allemande).

La température de l'hôte est nécessaire et suffisante pour l'orientation à courte distance et pour déclencher le mécanisme contrôlant le relèvement du rostre.

Parmi les nombreux problèmes qui restent posés, certaines études ponctuelles sont réalisables à court terme sur le Triatome ; elles concernent les points suivants :

Ultrastructure :

Les mécanismes fins assurant la transmission du stimulus à l'élément dendritique, commencent à être bien connus pour les sensilles mécanoréceptrices (THURM, 1965 ; GAFFAL & HANSEN, 1972), les sensilles olfactives (ERNST, 1969 ; STEINBRECHT, 1969) ; mais il n'en n'est pas de même des récepteurs à l'humidité et à la température.

Les sensilles coeloconiques avec leurs trois récepteurs dont les fonctions sont maintenant connues, et en particulier un groupe de cinq de ces sensilles, bien localisé à la face externe du premier article du fouet du Triatome, sont facilement repérables.

Leur étude ultrastructurale fournirait des éléments intéressants :

- Les mécanismes visibles en microscopie électronique et permettant la transduction du stimulus à la membrane dendritique, sont-ils originaux ou comparables à ceux des mécanorécepteurs ou à ceux des chimiorécepteurs ?
- Quels sont les dispositifs assurant la transmission de la température ?

Un des problèmes, qui se posera, sera de savoir à quelle cellule correspondent chacune des trois unités enregistrées par électrophysiologie (hygro-, xéro-, ou thermoréceptrice) ?

Les différences que l'on obtient d'un façon constante, dans les amplitudes des influx, doivent permettre d'établir des correspondances avec des neurones dont les tailles diffèrent.

Une étude ultrastructurale de sensilles coeloconiques trineuroniques, vient d'être réalisée par MacIVER (1973) sur l'antenne d'un Moustique.

Des études comportementales (ROTH, 1951), montrent que ces Insectes possèdent sur leurs antennes, des hygro- et des thermorécepteurs. Il est donc possible que ces sensilles soient comparables à celles du Triatome, mais dans ce cas, ce sont les études électrophysiologiques, qui font défaut.

CORBIERE-TICHANE (1971), décrit des sensilles à structure comparable et situées dans l'antenne d'un Coléoptère cavernicole. Elle propose pour ces sensilles énigmatiques en raison de caractères de ressemblances ultra-structuraux, une fonction photoréceptrice pour la perception de l'infra-rouge.

Physiologie sensorielle :

Les récepteurs des sensilles couchées à parois épaisses (type Df) et présentes en grand nombre sur les antennes, ne peuvent plus être considérés comme thermorécepteurs, mais leur fonction reste à découvrir. Comme ces sensilles ne réagissent pas aux odeurs complexes émanant de Mammifères, nous pensons qu'elles sont plutôt sensibles à des phéromones. BALDWIN & coll. (1971), montrent que les *Rhodnius* émettent une phéromone lorsqu'ils sont accouplés ; cette phéromone volatile, excite uniquement les mâles gorgés. Si les mêmes observations comportementales peuvent être faites chez le Triatome, les tests électrophysiologiques pourront être repris. En cas d'échec, sur des Insectes à jeun, il faudra essayer de résoudre les difficultés d'enregistrement sur les animaux gorgés. Il est possible en effet, que le fonctionnement des sensilles, soit modifié après le repas. Des observations allant dans ce sens, ont été faites par BERNAYS & coll. (1972 a & b) sur des sensilles chimioréceptrices du Criquet.

En Amérique du Sud, les Réduvidés constituent encore un fléau, car ils transmettent la maladie de Chagas. Nous avons vu que les substances détectées par les récepteurs spécialisés du Triatome, sont aussi connues comme étant actives pour l'attraction de nombreuses espèces hématophages (Mouches, Moustiques...). La recherche des substances attractives ou répulsives, susceptibles d'agir sur le comportement ou sur la physiologie de ces Insectes parasites et vecteurs de maladies graves, peut ouvrir la voie à des applications intéressantes.

Circuit réflexe :

La préparation constituée par les récepteurs tactiles du rostre, les nerfs labiaux et le ganglion sous-oesophagien, est assez facile à aborder. Elle peut être utilisée pour des études sur la réponse synaptique,

les "bonnes" préparations permettant d'avoir à la fois un contrôle des afférences sensorielles et de l'ordre moteur, ne sont pas encore très nombreuses chez les Insectes.

Mais, l'étude que nous venons de réaliser, peut constituer une première étape, pour deux voies de recherches plus importantes :

- *la physiologie générale des neurones sensoriels,*
- *l'intégration des messages sensoriels au niveau du deutocerebron.*

Physiologie générale des neurones sensoriels :

Cette étude nous paraît possible, car nous disposons d'un matériel varié (toute la gamme des récepteurs antennaires), aux fonctions diverses (mécano-, chimio-, hygro- et thermoréceptrice) et aux dimensions relativement importantes (récepteurs à dendrite longue des stylets).

Nous pourrions étendre notre étude à d'autres Hémiptères et confronter nos résultats avec les travaux effectués sur d'autres Insectes.

Nous avons modifié l'amplitude du potentiel de récepteur et la forme des influx, en utilisant des courants polarisants.

Il doit être possible de modifier le milieu ionique entourant les dendrites, et d'utiliser les "drogues" connues pour leur action sélective sur la perméabilité membranaire, afin de mieux connaître le mode de fonctionnement des récepteurs des sensilles des Insectes.

Intégration des messages sensoriels au niveau du deutocerebron :

Nous avons maintenant une meilleure connaissance des messages captés par les récepteurs antennaires, du moins ceux qui jouent un rôle dans l'orientation vers l'hôte. Nous avons localisé en particulier, les sensilles thermoréceptrices et déterminé les caractéristiques essentielles des messages qui vont être transmis vers les centres.

Les études de YAMADA (1968, 1971a), et celles, plus récentes, de BOECKH (1973, 1974), montrent qu'il est maintenant possible d'aborder l'étape suivante du codage de l'information, en effectuant des enregistrements au niveau du deutocerebron.

Les travaux en cours chez la Blatte (BOECKH & coll., 1974), montrent que les informations en provenance de plusieurs cellules sensorielles, convergent vers un même neurone. Il y a convergence, non seulement des messages fournis par les divers mécanorécepteurs des différents segments antennaires, mais aussi de ceux qui proviennent de récepteurs ayant des sensibilités différentes, tels que les hygro- et thermorécepteurs par exemple.

La température, joue pour le Triatome, le rôle d'un stimulus à valeur de signal ; les informations en provenance des récepteurs thermiques, ont donc une signification biologique d'une haute importance pour ces parasites hématophages.

L'hypothèse de travail que nous pouvons émettre, est la suivante : Les messages en provenance des différents récepteurs thermiques et hygrométriques répartis sur les parois des articles antennaires et situés sur des faces opposées, convergent vers un nombre réduit de neurones. La première étape consistera à repérer les différents groupes de neurones du deutocerebron ; la seconde, à effectuer les enregistrements systématiques de ces groupes, tout en soumettant l'antenne, à des stimulations que nous avons reconnues comme efficaces sur les récepteurs antennaires.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

La plupart des résultats exposés ont fait l'objet de communications ou sont en cours de publication.

- BERNARD J., BOISTEL J. & HAMON M. (1960) - Modifications de l'activité électrique de la fibre nerveuse d'Insecte sous l'effet de variations de température. XI Int. Kongr. für Entomologie, Wien (1960), 639-643.
- BERNARD J., GAHERY Y. & BOISTEL J. (1965) - The effects of temperature changes applied to the cercal nerves and to the sixth abdominal ganglion of the Cockroach (*Blaber craniifer* Bürm.). In "The physiology of the Insect nervous system", Treherne J. E. & Beament J.W.L. edit., London and New-York, Acad. Press. p. 67-72.
- BERNARD J., PINET J.M. & BOISTEL J. (1970) - Electrophysiologie des récepteurs des stylets maxillaires de *Triatoma infestans*. Action de la température et de la teneur en eau de l'air. *J. Insect Physiol.*, 16, 2157-2180.
- BERNARD J. & GUILLET J.C. (1972) - Changes in the receptor potential under polarizing currents in two insect receptors. *J. Insect Physiol.*, 18, 2173-2187.
- BERNARD J. & PINET J.M. (1973) - Origine des potentiels propagés dans un mécanorécepteur à dendrite longue. *J. Comp. Physiol.*, 87, 361-377.
- BERNARD J. (1973) - Effets d'une stimulation antidromique sur la réponse d'un mécanorécepteur d'Insecte. 41^e réun. Ass. Physiol., Bordeaux. *J. de Physiol., Paris*. 67, 2, 243A.
- BERNARD J. (1974) - Mécanisme d'ouverture de la bouche chez l'Hémiptère hématophage *Triatoma infestans*. *J. Insect Physiol.*, 20, 1-8.
- BERNARD J. (1974) - Les récepteurs antennaires de deux Punaises hématophages. First Congr. E.C.R.O., Orsay 1974, Communication orale. Non publié.
- BERNARD J. (1974) - L'équipement sensoriel de l'antenne chez deux Punaises hématophages : *Triatoma infestans* et *Rhodnius prolixus*. *J. Insect Physiol.*, [soumis pour publication]
- BERNARD J. (1974) - Fonction et rôle de quelques récepteurs de l'antenne du Triatome. Etudes électrophysiologique et comportementale. *J. Insect Physiol.*, [soumis pour publication]
- BERNARD J. (1974) - Les récepteurs réagissant aux variations d'humidité et de température chez un Insecte hématophage, leur rôle dans la détection de l'hôte. [en préparation].
- GUILLET J.C., BERNARD J. & BOISTEL J. (1971) - Mise en évidence d'une variation d'impédance lors de la stimulation naturelle de deux types de récepteurs d'Insectes. *J. de Physiol., Paris*, 63, 2, 58-59.
- GUILLET J.C. & BERNARD J. (1972) - Shape and amplitude of the spikes induced by natural or electrical stimulation in insect receptors. *J. Insect Physiol.*, 18, 2155-2171.

- PICHON Y. & BERNARD J. (1974) - Etude de l'action de la température sur le potentiel et les courants membranaires de l'axone géant isolé de la chaîne nerveuse de Blatte. (En préparation).
- PINET J.M., BERNARD J. & BOISTEL J. (1969) - Etude électrophysiologique des récepteurs des stylets chez une Punaise hématophage : *Triatoma infestans*. *C. R. Soc. Biol.*, 163, 1939-1948.
- PINET J.M. & BERNARD J. (1972) - Essai d'interprétation du mode d'action de la vapeur d'eau et de la température sur un récepteur d'Insecte. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 4, 4, 483-495.

- ABDULLAH M. (1961) - Behavioural effects of temperature on Insects. *The Ohio J. of Science*, 61, 4, 212-219.
- ACREE F.S., TURNER R.B., GOUCK H.K., BEROZA M. & SMITH N. (1968) - L-lactic acid : a mosquito attractant isolated from humans. *Science*, 161, 1346-1347.
- ALTMAN P.L. (1961) - Blood and other body fluids. In "Biological Handbooks", Dittmer D.S. edit., Fed. of Am. Soc. for Exp. Biol., Washington D. C., 540p.
- ANTICH A.V. (1968) - Atraccion por olor en ninfas y adultos de *Rhodnius prolixus* (Stal). *Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo*, 10, 4, 199-264.
- ANWYL R. (1972) - The structure and properties of an abdominal stretch receptor in *Rhodnius prolixus*. *J. Insect Physiol.*, 18, 2143-2153.
- ATEMA J. (1973) - Microtubule theory of sensory transduction. *J. Theor. Biol.*, 38, 181-190.
- BAAR-ZEEV M. (1960) - The location of hygrometers and moisture receptors in *Aedes aegypti*. *Ent. Exp. Appl.*, 3, 251-256.
- BALDWIN W.F., KNIGHT A.G. & LYNN K.R. (1971) - A sex pheromone in the Insect *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae). *Can. Ent.*, 103, 1, 18-22.
- BARTH R. (1952) - Estudos anatomicos e histologicos sobre a subfamélia *Triatominae*. II - Um novo orgao sensivel dos *Triatonae*. *Mem. do Inst. Osw. Cruz*, 5, 1-4.
- BAUST J.G. (1972) - Temperature-induced neural adaptations motoneuron discharge in the Alaskan beetle *Pterostichus brevicornis* (Carabidae). *Comp. Biochem. Physiol.*, 41A, 205-213.
- BAUST J.G. & MILLER L.K. (1970) - Variations in glycerol content and its influence on cold hardiness in the Alaskan carabid beetle *Pterostichus brevicornis*. *J. Insect Physiol.*, 16, 979-990.
- BEHREND K. (1971) - Riechen in Wasser und in Luft bei *Dytiscus marginalis* L.. *Z. Vergl. Physiol.*, 75, 108-122.
- BENNET-CLARK H.C. (1963) - Negative pressures produced in the pharyngeal pump of the blood-sucking bug *Rhodnius prolixus*. *J. Exp. Biol.*, 40, 223-229.
- BENNET-CLARK H.C. (1963) - The control of meal size in the blood sucking bug *Rhodnius prolixus*. *J. Exp. Biol.*, 40, 741-750.
- BENNETT M.V.L. (1970) - Comparative physiology : electric organs. *An. Rev. Physiol.*, 32, 471-528.
- BENTLEY E.W. (1944) - The biology and behaviour of *Ptinus tectis* (Coleoptera Ptinidae) a pest of stored products. V - Humidity reactions. *J. Exp. Biol.*, 20, 152-158.
- BERNAYS E.A., BLANEY W.M. & CHAPMAN R.F. (1972) - Changes in chemoreceptor sensilla on the maxillary palps of *Locusta migratoria* in relation to feeding. *J. Exp. Biol.*, 57, 745-753.
- BERNAYS E.A. & CHAPMAN R.F. (1972) - The control of changes in peripheral sensilla associated with feeding in *Locusta migratoria* (L.). *J. Exp. Biol.*, 57, 755-763.

- BLEICHMAR H. & de ROBERTIS E. (1962) - Submicroscopic morphology of the infrared receptor of pit vipers. *Z. Zellforsch. mikr. Anat.*, 56, 748-761.
- BOECKH J. (1962) - Electrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf den Antennen des Totengräbers (*Necrophorus*, *Coleoptera*). *Z. Vergl. Physiol.*, 46, 212-248.
- BOECKH J. (1967) - Inhibition and excitation of single insect olfactory receptors, and their role as a primary sensory code. *Olfaction & taste*, 2, 721-735.
- BOECKH J. (1973) - Die Reaktionen von Neuronen im Deutocerebrum der Wanderheuschrecke bei Duftreizung der Antennen. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 66, 189-193.
- BOECKH J. (1974) - Die Reaktionen olfaktorischer Neurone im Deutocerebrum von Insekten im Vergleich zu den Antwortmustern der Geruchssinneszellen. *J. Comp. Physiol.*, 90, 183-205.
- BOECKH J., ERNST K.D., SASS H. & WALDOW U. (1974) - On the organisation of the olfactory brain in insects. Communication 1er Congr. E.C.R.O. Juillet 1974, Orsay. (non publié).
- BOECKH J., KAISLING K.E. & SCHNEIDER D. (1965) - Insect olfactory receptors. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.*, 30, 263-280.
- BOISTEL J. (1959) - Quelques caractéristiques électriques de la membrane de la fibre nerveuse au repos d'un Insecte (*Periplaneta americana*). *C. R. Soc. Biol.*, 153, 1009-1013.
- BOISTEL J. (1960) - Caractéristiques fonctionnelles des fibres nerveuses et des récepteurs tactiles et olfactifs des Insectes. Thèse Doct. Sc. Nat., Paris. 147p.
- BOISTEL J. & CORABOEUF E. (1953) - L'activité électrique dans l'antenne isolée de Lépidoptère au cours de l'étude de l'olfaction. *C. R. Soc. Biol.*, 147, 1172.
- BOISTEL J. & CORABOEUF E. (1954) - Potentiels de membrane et potentiels d'action de nerfs d'Insectes recueillis à l'aide de microélectrodes intracellulaires. *C. R. Acad. Sci., Paris*, 238, 2116-2118.
- BONGERS J. (1969) - Zur Frage der Wirtsspezifität bei *Oncopeltus fasciatus* (Heteroptera : *Lygaeidae*). *Ent. Exp. Appl.*, 12, 147-156.
- BRADY J. (1972) - The visual responsiveness of the tsetse fly *Glossina morsitans* Westw. (*Glossinidae*) to moving objects : The effects of hunger, sex, host odour and stimulus characteristics. *Bull. Ent. Res.*, 62, 257-279.
- BROWN A.W.A. (1958) - The attraction of mosquitoes to hosts. *J. Am. Med. Assoc.*, 196, 249-252.
- BROWN A.W.A. & CARMICHAEL A.G. (1961) - Lysine as a mosquito attractant. *Nature*, 189, 508-509.
- BROWN W.L.J., EISNER T. & WHITTAKER R.H. (1970) - Allomones and kairomones : trans-specific chemical messengers. *Biol. Science*, 20, 1, 21-22.
- BULLOCK T.H. & BARRETT R. (1968) - Radiant heat reception in snakes. *Comm. Behav. Biol.* A 1, 19-29.

- BULLOCK T.H. & COWLES R.B. (1952) - Physiology of an infrared receptor - the facial pit of pit vipers. *Science, N.Y.*, 115, 541-543.
- BULLOCK T.H. & DIECKE F.P.J. (1956) - Properties of an infra-red receptor. *J. Physiol. (Lond.)*, 134, 47-87.
- BURKHARDT D. (1959) - Die Erregungsvorgänge sensibler Ganglienzellen in Abhängigkeit von der Temperatur. *Biol. Zbl.*, 78, 22-62.
- BUTENANDT A., BECKMANN R., STAMM D. & HECKER E. (1959) - Über den Sexual Lockstoff des Seidenspinners *Bombyx mori*. Reindarstellung und Konstitution. *Z. Naturforsch.*, 14, 283-284.
- BUXTON P.A. (1930) - The biology of a blood-sucking bug, *Rhodnius prolixus*. *Trans. R. Ent. Soc., Lond.*, 78, 227-236.
- CALLEC J.J. (1972) - Etude de la transmission synaptique dans le système nerveux central d'un Insecte (*Periplaneta americana*) : Aspects électrophysiologiques et pharmacologiques. Thèse Doct. Sc. Nat., Rennes. 323p.
- CARLSON D.A., SMITH N., GOUCK H.K. & GODWIN D.R. (1972) - Yellowfever mosquitoes compounds related to lactic acid that attract females. *J. Econ. Ent.*, 66, 2, 329-331.
- CARPENTER D.O. (1967) - Temperature effects on pacemaker generation, membrane potential, and critical firing threshold in *Aplysia* neurons. *J. Gen. Physiol.*, 50, 1469-1484.
- CARTHY J.D. (1965) - The behaviour of Arthropods. Oliver & Boyd Ltd. Edinburgh London.
- CHATFIELD P.O., LYMAN C.P. & IRVING L. (1953) - Physiological adaptation to cold of peripheral nerve in the leg of the Herring Gull (*Larus argentatus*). *Am. J. Physiol.*, 172, 639-644.
- CHAUVIN G., BARBIER R. & BERNARD J. (1973) - Ultrastructure de l'oeuf de *Triatoma infestans* Klug (*Heteroptera, Reduviidae*) formation des cuticules embryonnaires rôle des enveloppes dans le transit de l'eau. *Z. Zellforsch.*, 138, 113-132.
- CLOAREC A. (1971) - Contribution à l'étude de la régulation du comportement alimentaire des Insectes. Cas particulier de *Ranatra linearis* (insecte Hétéroptère aquatique). Thèse Doct. Sc. Nat., Rennes. 251p.
- COILLOT J.P. (1974) - Analyse du codage d'un mouvement périodique par des récepteurs à l'étirement d'un Insecte. *J. Insect Physiol.*, 20, 1101-1116.
- COOMBS J.S., ECCLES J.C. & FATT P. (1955) - The specific ionic conductances and the ionic movements across the motoneural membrane that produce the inhibitory post-synaptic potential. *J. Physiol., Lond.*, 130, 326-373.
- CORBIERE-TICHANE G. (1971) - Structure nerveuse énigmatique dans l'antenne de la larve du *Speophyes lucidulus* Delar (Coléoptère cavernicole de la sous-famille des *Bathysciinae*). Etude au microscope électronique. *J. Microscopie*, 10, 191-202.

- DADD R.H. (1963) - Feeding behaviour and nutrition in Grasshoppers and Locusts. In : "Advances in Insect Physiology", vol. 1, Beament J. W. L., Treherne J. E. & Wigglesworth V. B. edit. p. 47-96.
- D'AJELLO V., BETTINI S. & GRASSO A. (1967) - Effect of temperature on the endogenous activity of *Periplaneta americana* L. nerve cord. *Rivista di parassitologia*, XXVIII, 1, 71-78.
- DALTON J.C. & HENDRIX D.E. (1962) - Effects of temperature on membrane potentials of lobster giant axon. *Am. J. Physiol.*, 202, 491.
- DAVIS E.E. (1973) - An electrophysiological approach to mosquito control. *Research / Development*, 24, 32-36.
- DAVIS H. (1961) - Some principles of sensory receptor action. *Physiol. Rev.*, 41, 391-416.
- DAYKIN P.N. (1967) - Orientation of *Aedes aegypti* in vertical air currents. *The Canadian Ent.*, 99, 3, 303-308.
- DETHIER V.G. (1953) - Host plant perception in phytophagous insects. Trans. IXth Int. Congr. Ent., Amsterdam, 2, 81-88.
- DETHIER V.G. (1957) - The sensory physiology of blood-sucking Arthropods. *Exp. parasitol.*, 6, 68-122.
- DETHIER V.G. (1966) - Feeding behaviour. In "Insect behaviour". Symp. R. Ent. Soc., Lond., 3, 46-58.
- DETHIER V.G. (1969) - Feeding behaviour of the blowfly. *Adv. Study Anim. Behav.*, 2, 112-266.
- DETHIER V.G. (1972) - Sensitivity of the contact chemoreceptors of the Blowfly to vapors. *Proc. Nat. Acad. Sci., U.S.A.*, 69, 8, 2189-2192.
- DETHIER V.G. & ARAB (1958) - Effect of temperature on the contact chemoreceptors of the blowfly. *J. Insect Physiol.*, 2, 153-161.
- DETHIER V.G. & BODENSTEIN D. (1958) - Hunger in the blowfly. *Z. Tierpsychol.*, 15, 2, 129-140.
- DETHIER V.G. & SCHOONHOVEN L.M. (1968) - Evaluation of evaporation by cold and humidity receptors in caterpillars. *J. Insect Physiol.*, 14, 1049-1054.
- DETHIER V.G. & SCHOONHOVEN L.M. (1969) - Olfactory coding by lepidopterous larvae. *Entomologia exp. appl.*, 12, 535-543.
- DICKERSON G. & LAVOIEPIERRE M.M.J. (1959) - Studies on the methods of feeding of blood sucking Arthropods. II - The method of feeding adopted by the bed bug (*Cimex lectularius*) when obtaining a blood meal from the mammalian host. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 53, 3, 347-357.
- DOOT E. & ZOTTERMAN Y. (1952) - Mode of action of warm receptors. *Acta Physiol. Scandinav.*, 26, 345-357.

- DORAI RAJ B.S., MURRAY R.W. (1962) - Non myelinated nerves as a model for thermo-receptors. *Comp. Biochem. Physiol.*, 5, 311-317.
- DUCLAUX R. & KENSHALO D.R. (1972) - The temperature sensitivity of the type I slowly adapting mechanoreceptors in cats and monkeys. *J. Physiol.*, 224, 647-664.
- ECCLES J.C. (1964) - The physiology of synapses. Springer-Verlag. Berlin. Göttingen. Heidelberg.
- EDWARDS J.S. (1963) - Arthropods as predators in "View points in biology" Carthy J.D. & Duddington Butterworth ed., Lond., p. 85-109.
- EDWARDS C. & OTTOSON D. (1958) - The site of impulse initiation in a nerve cell of a crustacean stretch receptor. *J. Physiol., Lond.*, 143, 138-148.
- ERNST K.D. (1969) - Die Feinstruktur von Riechsensillen auf der Antenne des Aaskäfers *Necrophorus* (Coleoptera). *Z. Zellforsch.*, 94, 72-102.
- ERNST K.D. (1972) - Sensillum coelosphaericum, die Feinstruktur eines neuen olfaktorischen Sensillentyps. *Z. Zellforsch. mikr. Anat., Dtsch.*, 132, 1, 95-106.
- EVANS W.G. (1964) - Infra-red receptors in *Melanophila acuminata* De Geers. *Nature*, 202-211.
- EVANS W.G. (1966) - Perception of infrared radiation from forest fires by *Melanophila acuminata* De Geers. *Ecology*, 47, 6, 1061-1066.
- FESSARD A. (1969) - Les problèmes du code nerveux. In "Theoretical Physics and Biology". North-Holland Publ. Co., Amsterdam, 230-245.
- FRANK K. & FUORTES M.G.F. (1956) - Stimulation of spinal motoneurons with intracellular electrodes. *J. Physiol., Lond.*, 134, 451-470.
- FRIEND W.G. (1965) - The gorging response in *Rhodnius prolixus*. *Can. J. Zool.*, 43, 125-132.
- FRIEND W.G. & SMITH J.J.B. (1971 a) - Feeding in *Rhodnius prolixus* : Mouthpart activity and salivation, and their correlation with changes of electrical resistance. *J. Insect Physiol.*, 17, 233-243.
- FRIEND W.G. & SMITH J.J.B. (1971 b) - Feeding in *Rhodnius prolixus* : Potencies of nucleoside phosphates in initiating gorging. *J. Insect Physiol.*, 17, 1315-1320.
- GAFFAL K.P. & HANSEN K. (1972) - Mechanorezeptiv Strukturen der antennenalen Haarsensillen der Baumwollwanze *Dysdercus intermedius* Dist. *Z. Zellforsch. mikr. Anat., Dtsch.*, 132, 1, 79-94.
- GARCIA-RAMOS J. (1969) - On the physiology of dendrites. In : "Currents in modern biology", North Holland publish. Comp., Amsterdam, 3, 74-84.
- GARDINER B.O.C. & MADDRELL S.H.P. (1972) - Techniques for routine and large-scale rearing of *Rhodnius prolixus* Stal, Hem. Reduviidae. *Bull. Ent. Res.*, 61, 505-515.
- GATEHOUSE A.G. (1970 a) - The probing response of *Stomoxys calcitrans* to certain physical and olfactory stimuli. *J. Insect Physiol.*, 16, 61-74.

- GATEHOUSE A.G. (1970 b) - Interaction between stimuli in the induction of probing by *Stomoxys calcitrans*. *J. Insect Physiol.*, 16, 991-1000.
- GATEHOUSE A.G. & LEWIS C.T. (1973) - Host location behaviour of *Stomoxys calcitrans*. *Ent. Exp. Appl.*, 16, 2, 275-290.
- GEBHARDT H. (1951) - Lokalisatorischer nachweis von Thermorezeptoren bei *Dorcus paralepipedus* L. und *Pyrrhocoris apterus* L. *Experientia, Basle*, 7, 302-303.
- GEIST R.M. (1928) - The heat sensitive areas of certain Grasshoppers. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 21, 614-618.
- GELPERIN A. (1966) - Investigations of a foregut receptor essential to taste threshold regulation in the blowfly. *J. Insect Physiol.*, 12, 829-841.
- GELPERIN A. (1967) - Stretch receptors in the foregut of the blowfly. *Science, Wash.*, 157, 208-210.
- GELPERIN A. (1971a) - Abdominal sensory neurons providing negative feedback to the feeding behaviour of the blowfly. *Z. vergl. Physiol.*, 72, 17-31.
- GELPERIN A. (1971b) - Regulation of feeding. *Ann. Rev. Ent.*, 16, 365-378.
- GILLARY H.L. (1966) - Stimulation of the salt receptor of the blowfly. II - Temperature. *J. Gen. Physiol.*, 50, 351-357.
- GONDE E. (1972) - Etude des organes chimiorécepteurs de l'épipharynx chez le Réduviide hématophage *Triatoma*. Rapport de D.E.A., Paris, (non publié).
- GORDON R.M. & CREWE W. (1948) - The mechanisms by which mosquitoes and tsetse-flies obtain their blood-meal the histology of the lesions produced and the subsequent reactions of the Mammalian host ; together with some observations on the feeding of *Chrysops* and *Cimex*. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 42, 334-356.
- GORDON R.M. & LUMSDEN W.H.R. (1939) - A study of the behaviour of the mouth-parts of mosquitoes when taking up blood from living tissue together with some observations on the ingestion of microfilariae. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 33, 259-272.
- GRAINGER J.N.R. & GOLDSPIK G. (1964) - The effect of adaptation temperature on the properties of nerve muscle preparations and on the performance of the frog *Rana temporaria* L. *Helgolander wiss. Meeresunters*, 9, 420-427.
- GUILLET J.C. (1974) - Relations stimulus-réponse dans le cas d'un mécanorécepteur à adaptation rapide. En préparation.
- GUILLET J.C. & BOISTEL J. (1968) - Effets comparatifs de stimulations naturelles et électriques sur l'activité de mécanorécepteurs d'Insectes. *C.R. Soc. Biol.*, 162, 227-233.
- GUNN D.L. & COSWAY C.A. (1938) - The temperature and humidity relations of the Cockroach. V - Humidity preference. *J. Exp. Biol.*, 15, 555-563.
- HAENNI (1948) - Les nouvelles de Haenni. N°5. Table psychrométrique. Haenni, Jegensdorf.

- HAFAZ M. (1950) - On the behaviour and sensory physiology of the house fly larva, *Musca domestica*. I - Feeding stage. *Parasit.*, 40, 215-236.
- HAGINS W.A., PENN R.D. & YOSHIKAMI S. (1970) - Dark current and photocurrent in retinal rods. *Biophys.*, 10, 380-412.
- HANSON F.E. & DETHIER V.G. (1973) - Role of gustation and olfaction in food plant discrimination in the tobacco hornworm *Manduca sexta*. *J. Insect Physiol.*, 19, 1019-1034.
- HARINGTON J.S. (1960) - A simple apparatus for the artificial feeding of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera, Reduviidae). *Parasit.*, 50, 273-277.
- HARRIS J.F. & GAMOW R.I. (1971) - Snake infrared receptors : thermal or photochemical mechanism ? *Science*, 172, 1252-1253.
- HARTLINE H.K. & GRAHAM C.H. (1932) - Nerve impulses from single receptors in the eye. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 1, 277-289.
- HAWKE S.D. & FARLEY R.D. (1971) - Antennal chemoreceptors of the desert burrowing cockroach *Arenivaga s.* *Tissue & Cell*, 3, 4, 649-664.
- HAWKE S.D. & FARLEY R.D. (1971) - The role of pore structures in the selective permeability of antennal sensilla of the desert burrowing cockroach *Arenivaga sp.* *Tissue & Cell*, 3, 4, 665-674.
- HENSEL H. (1952) - Electrophysiological studies of heat and cold receptors of Mammals. *Pflüg. Arch. Physiol.*, 256, 195-211.
- HENSEL H. (1974) - Thermoreceptors. *Ann. Rev. Physiol.*, 36, 233-249.
- HENSEL H. & ZOTTERMAN Y. (1951) - Quantitative Beziehungen Zwischen der Entladung einzelner Kältefasern und der Temperatur. *Acta Physiol. Scandinav.*, 23, 291-319.
- HERAN H. (1952) - Untersuchungen über den Temperatursinn der Honigbiene (*Apis mellifica*) unter besonderer Berücksichtigung der Wahrnehmung Strahlender Wärme. *Z. vergl. Physiol.*, 34, 179-206.
- HOCKING B. (1971) - Blood-sucking behavior of terrestrial Arthropods. *Ann. Rev. Ent.*, 16, 1-26.
- HODGKIN A.L. (1947) - The membrane resistance of a non medullated nerve fibre. *J. Physiol., Lond.*, 106, 305-318.
- HODGKIN A.L. & KATZ B. (1949) - The effect of temperature on the electrical activity of the giant axon of the squid. *J. Physiol., Lond.*, 109, 240-249.
- HODGSON E.S. (1956) - Temperature sensitivity of primary chemoreceptors of Insects. *Anat. Rec.*, 125, 560.
- HODGSON E., LETTVIN J. & ROEDER K. (1955) - Physiology of a primary chemoreceptor unit. *Science*, 122, 417-418.
- HOFFMANN C. (1961) - Vergleichende Physiologie der Temperatursinnes und der chemischen Sinne., *Fortsch. Zool.*, 13, 190-256.

- HUE B., PELHATE M. & CHANELET J. (1973) - Effets de la 4-aminopyridine (4.AP.) sur l'activité de la fibre nerveuse géante isolée d'insecte (*Periplaneta americana*). *J. de Physiol., Paris*, 67, 3, 346.A.
- IGGO A. (1969) - Cutaneous thermoreceptors in primates and sub primates. *J. Physiol.*, 200, 403-430.
- ISHIKO N. & LOEWENSTEIN W.R. (1961) - Effects of temperature on the generator and action potentials of a sense organ. *J. Gen. Physiol.*, 45, 105-124.
- JOURDHEUIL P. (1963) - L'appétence chez les Insectes. *Ann. Nutr. & Alim.*, 17, 283-304.
- KAFKA W.A. (1970) - Molekulare Wechselwirkungen bei der Erregung einzelner Riechzellen. *Z. vergl. Physiol.*, 70, 105-143.
- KAFKA W.A., OHLOFF G., SCHNEIDER D. & VARESCHI E. (1973) - Olfactory discrimination of two enantiomers of 4-methyl-hexanoic acid by the migratory locust and the honeybee. *J. Comp. Physiol.*, 87, 277-284.
- KAISSLING K.E. (1971) - Insect olfaction. In "Handbook of sensory physiology. Chemical senses 1 Olfaction vol. IV, Beidler L.M. edit., Springer Verlag Berlin Heidelberg New York. p. 351-431.
- KAISSLING K.E. (1972) - Kinetic studies of transduction in olfactory receptors of *Bombyx mori*. In "Olfaction and taste IV". Proc. IVth Int. Symp., Schneider D. edit., Wissenschaft. verlagsges. M.B.H. Stuttgart, p.207-213.
- KAISSLING K.E. & PRIESNER E. (1970) - Die Riechschwelle des Seidenspinners. *Naturwissenschaften*, 57, 23-28.
- KALMIJN A.J. (1971) - The electric sense of sharks and rays. *J. Exp. Biol.*, 55, 371-383.
- KASANG G. & KAISSLING K.E. (1972) - Specificity of primary and secondary olfactory processes in *Bombyx antennae*. In "Olfaction and taste" vol. IV, Schneider edit., Wissenschaftliche Verlagsgesellschaft M.B.H., Stuttgart. p. 200-206.
- KATZ B. (1950) - Depolarization of sensory terminals and the initiation of impulses in the muscle spindle. *J. Physiol., Lond.*, III, 261-282.
- KATZ B. (1966) - Nerve muscle and synapse. G. Wald edit., Mc Graw-Hill book comp. New-York.
- KATZ B. & MILEDI R. (1965) - The effect of temperature on the synaptic delay at the neuromuscular junction. *J. Physiol., Lond.*, 181, 656-670.
- KAY R.E. (1971) - Effect of odor composition and environment on the olfactory receptor potential of the fly. *Ann. J. Physiol.*, 5, 1473-1480.
- KELLOGG F.E. (1969) - Water vapour and carbon dioxide receptors in *Aedes aegypti*. *J. Insect Physiol.*, 16, 99-108.

- KENNEDY J.S. (1937) - The humidity reactions of the African migratory locust *Locusta migratoria migratorioides* R. and F., gregarious phase. *J. Exp. Biol.*, 14, 187-197.
- KENNEDY J.S. (1939) - The behaviour of the desert locust (*Schistocerca gregaria*) in an outbreak centre. *Trans. R. Ent. Soc., Lond.*, 89, 385-542.
- KERKUT G. A. & RIDGE R.M.A.P. (1961) - The effect of temperature changes on the activity of the neurones of the snail *Helix aspersa*. *Comp. Bioch. Physiol.*, 5, 283-295.
- KERKUT G.A. & TAYLOR B.J.R. (1957) - A temperature receptor in the tarsus of the cockroach *Periplaneta americana*. *J. Exp. Biol.*, 34, 486-493.
- KRAUS C. (1957) - Versuch einer Morphologischen und Neurophysiologischen Analyse des Stechaktes von *Rhodnius prolixus* Stal. *Acta Trop.*, 14, 1, 34-87.
- KRIJGSMAN B.J. (1930) - Reizphysiologische Untersuchungen an blutsaugenden Arthropoden im Zusammenhang mit ihrer Nahrungswahl. I - *Stomoxys calcitrans*. *Z. vergl. Physiol.*, 11, 702-729.
- LACHER V. (1964) - Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Rezeptoren für Geruch Kohlendioxyd Luftfeuchtigkeit und Temperatur auf den Antennen der Arbeitsbiene und der Drohne (*Apis mellifica* L.). *Z. vergl. Physiol.*, 48, 587-623.
- LACHER V. (1967) - Elektrophysiologische Untersuchungen an einzelnen Geruchsrezeptoren auf den Antennen weiblicher Moskitos (*Aedes aegypti* L.). *J. Insect Physiol.*, 13, 1461-1470.
- LAGERSPETZ K.Y.H. & TALO A. (1967) - Temperature acclimation of the functional parameters of the giant nerve fibres in *Lumbricus terrestris* L. I - Conduction velocity and the duration of the rising and falling phase of action potential. *J. Exp. Biol.*, 47, 471-480.
- LARIMER J.L. (1967) - The effects of temperature on the activity of the caudal photoreceptor. *Comp. Bioch. Physiol.*, 22, 683-700.
- LAVOIPIERRE M.M.J., DICKERSON G. & GORDON R.M. (1959) - Studies on the methods of feeding of blood sucking Arthropods. I - The manner in which Triatomine bugs obtain their blood-meal, as observed in the tissues of a living rodent, with some remarks on the effects of the bite on human volunteers. *Ann. Trop. Med. Parasit.*, 53, 2, 235-250.
- LEES A.D. (1943) - On the behaviour of wireworms of the genus *Agriotes* (Coleoptera Elateridae). I - Reaction to humidity. *J. Exp. Biol.*, 20, 43-53.
- LEES A.D. (1948) - The sensory physiology of the sheep tick *Ixodes ricinus* L. *J. Exp. Biol.*, 25, 145-207.
- LEFEUVRE J.C. (1961) - Contribution à l'étude des organes sensoriels larvaires. Les sensilla trichotéa de *Blabera craniifer* Burm. *Bull. Soc. Sc. Bretagne*, 36, 67-77.
- LEWIS C.T. (1971) - Structure and function in some external receptors. *Symp. R. Ent. Soc. Lond.*, 5, 59-76.

- LLINAS R. & NICHOLSON C. (1971) - Electrophysiological properties of dendrites and soma in Alligator Purkinje cells. *J. Neurophysiol.*, 34, 4, 532-548.
- LOEWENSTEIN W.R. (1961) - On the "specificity" of a sensory receptor. *J. Neurophysiol.*, 24, 150-158.
- LOEWENSTEIN W.R. & ISHIKO N. (1960) - Effect of polarization on the receptor membrane and on the first Ranvier node in a sense organ. *J. Gen. Physiol.*, 43, 981-998.
- LOFTUS R. (1966) - Cold receptor on the antenna of *Periplaneta americana*. *Z. vergl. Physiol.*, 52, 380-385.
- LOFTUS R. (1968) - The response of the antennal cold receptor of *Periplaneta americana* to rapid temperature changes and to steady temperature. *Z. vergl. Physiol.*, 59, 413-455.
- LOFTUS R. (1969) - Differential thermal components in the response of the antennal cold receptor of *Periplaneta americana* to slowly changing temperature. *Z. vergl. Physiol.*, 63, 415-433.
- LWOFF M. & NICOLLE P. (1943) - Recherches sur la nutrition des Réduvidés hématophages. II - Besoins alimentaires des adultes de *Triatoma infestans* dans les conditions habituelles d'élevage. *Bull. Soc. Path. exot.*, 36, 110-124.
- McIVER S.B. (1973) - Fine structure of antennal *sensilla coeloconica* of Culicine mosquitoes. *Tissue & Cell*, 5, 1, 105-112.
- McREYNOLDS J.S. & GORMAN A.L.F. (1970) - Membrane conductances and spectral sensitivities of *Pecten* photoreceptors. *J. Gen. Physiol.*, 56, 392-406.
- MADDRELL S.H.P. (1963) - Control of ingestion in *Rhodnius prolixus*. *Nature, Lond.*, 198, 210.
- MADDRELL S.H.P. (1964) - Excretion in the blood-sucking bug *Rhodnius prolixus*. III - The control of the release of the diuretic hormone. *J. Exp. Biol.*, 41, 459-472.
- MADGE D.S. (1965) - The responses of cotton stainers (*Dysdercus fasciatus*) to relative humidity and temperature, and the location of their hygroreceptors. *Ent. Exp. & Appl.*, 8, 135-152.
- MAKINGS P. (1964) - "Slifer's patches" and the thermal sense in *Acrididae* (Orthoptera). *J. Exp. Biol.*, 41, 473-497.
- MAYER M.S. (1968) - Response of single olfactory cell of *Triatoma infestans* to human breath. *Nature, Lond.*, 220, 924-925.
- MELLON de F. & KENNEDY D. (1964) - Impulse origin and propagation in a bipolar sensory neuron. *J. Gen. Physiol.*, 47, 487-499.
- MENDELSON M. (1966) - The site of impulse initiation in bipolar receptor neurons of *Callinectes sapidus* L. *J. Exp. Biol.*, 45, 411-420.
- MORITA H. & YAMASHITA S. (1959) - The back-firing of impulses in a labellar chemosensory hair of the fly. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. (ser.E)*, 3, 81-87.

- MORITA H. & YAMASHITA S. (1961) - Receptor potentials recorded from *sensilla basiconica* on the antenna of the silkworm larvae, *Bombyx mori*. *J. Exp. Biol.*, 38, 851-861.
- MOULINS M. (1968) - Les sensilles de l'organe hypopharyngien de *Blabera craniifer* Burm. (*Insecta dictyoptera*). *J. Ultrastruct. Res.*, 21, 474-513.
- MULLER W. (1967) - Die Distanz- und Kontakt-Orientierung der Stechmücken (*Aedes aegypti*) Wirtsfindung, Stechverhalten und Blutmahlzeit. *Z. vergl. Physiol.*, 58, 241-303.
- MURRAY R.W. (1960) - The response of the ampullae of Lorenzini of Elasmobranchs to mechanical stimulation. *J. Exp. Biol.*, 37, 417-424.
- MURRAY R.W. (1962b) - Temperature receptors. *Adv. Comp. Physiol. Bioch.*, 1, 117-175.
- MURRAY R.W. (1966) - The effect of temperature on the membrane properties of neurons in the visceral ganglion of *Aplysia*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 18, 291-303.
- NICOLLE P. & MATHIS M. (1941) - Le thermotropisme facteur déterminant primordial pour la piqure des Réduvides hématophages. *C. R. Soc. Biol., Paris*, 135.
- NOBLE G.K. & SCHMIDT A. (1937) - The structure and function of the facial and labial pits of snakes. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 77, 263-288.
- OHYAMA Y. & ASAHINA E. (1972) - Frost resistance in adult insects. *J. Insect Physiol.*, 18, 267-282.
- PAINTAL A.S. (1970) - The responses of chemoreceptors at reduced temperatures. *J. Physiol., Lond.*, 217, 1-18.
- PAPILLON M., LAUVERJAT S. & CANTACUZENE A.M. (1972) - Influence de la température d'élevage sur la fertilité des pontes de *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, 18, 2005-2018.
- PICHON Y. & BOISTEL J. (1966) - Etude de la fibre nerveuse isolée d'Insecte. Enregistrement des potentiels de membrane et des potentiels d'action de la fibre géante de Blatte *Periplaneta americana* L. *C. R. Soc. Biol.*, 160, 10, 1948-1954.
- PIELOU D.P. & GUNN D.L. (1940) - The humidity behaviour of the mealworm beetle *Tenebrio molitor*. I - The reaction to differences of humidity. *J. Exp. Biol.*, 17, 286-294.
- PINET J.M. (1963) - L'innervation sensorielle des stylets mandibulaires et maxillaires de *Rhodnius prolixus*. *C. R. Acad. Sci.*, 257, 366-368.
- PINET J.M. (1964) - Les coeurs accessoires antennaires de *Rhodnius prolixus* Stahl (*Heteroptera, Reduviidae*). *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 89, 4, 443-449.
- PINET J.M. (1967) - Etude de la structure et du développement des stylets mandibulaires et maxillaires de *Rhodnius prolixus* Stahl (*Heteroptera Reduviidae*). Thèse 3^è Cycle, Fac. Sci., Paris.
- PINET J.M. (1970) - Recherches sur les stylets mandibulaires et maxillaires de *Rhodnius prolixus*. Thèse Doct. Sci. Nat., Paris. 253p.

- QUEINNEC Y. (1973) - Sur le rôle modulateur de l'état physiologique dans les réponses à des stimulus significatifs chez les Insectes. Thèse Doct. Sci. Nat., Toulouse. 269p.
- RICHARD G. (1965) - La régulation nerveuse de la prise d'aliment chez l'Insecte. *J. de Psychol.*, 1, 33-54.
- RIEGERT P.W. (1960) - The humidity reactions of the *Melanoplus bivittatus* (Say) (Orthopt. Acrididae) : Antennal sensilla and hygroreception. *Canad. Ent.*, 92, 561-570.
- ROEDER K.D. (1948) - The effects of potassium and calcium on the nervous system of the cockroach *Periplaneta americana*. *J. Cell. Comp. Physiol.*, 31, 327-338.
- ROTH L.M. (1951) - Loci of sensory end-organs used by mosquitoes (*Aedes aegypti* L. and *Anopheles quadrimaculatus* Say) in receiving host stimuli. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 44, 59-74.
- ROTH L.M. & WILLIS E.R. (1951a) - Hygroreceptors in adults of *Tribolium* (Coleoptera tenebrionidae). *J. Exp. Zool.*, 116, 527-569.
- ROTH L.M. & WILLIS E.R. (1951b) - Hygroreceptors in Coleoptera. *J. Exp. Zool.*, 117, 451-488.
- ROTH L.M. & WILLIS E.R. (1952) - Possible hygroreceptors in *Aedes aegypti* and *Blatella germanica*. *J. of Morphol.*, 91, 1, 1-14.
- SALT R.W. (1958) - Role of glycerol in producing abnormally low supercooling and freezing points in an Insect *Bracon cephi* (Gahan). *Nature, Lond.*, 181, 1281.
- SAND A. (1938) - The function of the ampullae of Lorenzini with some observations on the effect of temperature on sensory rhythms. *Proc. R. Soc., B*, 125, 524-553.
- SASS H. (1973) - Das Zusammenspiel mehrerer Rezeptortypen bei der nervösen Cordierung von Geruchsqualitäten. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 66, 198-201.
- SCHNEIDER D. (1955) - Mikro-electroden Registrieren die Elektrischen Impulse einzelner Sinnesnervenzellen der Schmetterlingsantenne. *Industrie-Elektronik*, 3/4, 3-7.
- SCHNEIDER D. (1957) - Electrophysiologische Untersuchungen von Chemo- und Mecanorezeptoren der Antenne des Seidenspinners *Bombyx mori* L. *Z. vergl. Physiol.*, 40, 8-41.
- SCHNEIDER D. (1964) - Insect antennae. *Ann. Rev. Ent.*, 9, 103-122.
- SCHNEIDER D., BLOCK B.C., BOECKH J. & PRIESNER E. (1967) - Die Reaktion der männlichen Seidenspinner auf Bombykol und seine Isomeren : Electroantennogramm und Verhalten. *Z. vergl. Physiol.*, 54, 192-209.
- SCHNEIDER D., LACHER V. & KAISSLING K.E. (1964) - Die Reaktionsweise und das Reaktionsspektrum von Riechzellen bei *Antheraea pernyi*, *Lepidoptera Saturniidae*. *Z. vergl. Physiol.*, 48, 632-662.
- SCHNEIDER D. & STEINBRECHT R.A. (1968) - Checklist of insect olfactory sensilla. *Symp. Zool. Soc., Lond.*, 23, 279-297.

- SCHOONHOVEN L.M. (1966) - Some cold receptors in larvae of three Lepidoptera species. *J. Insect Physiol.*, 13, 821-826.
- SCHOONHOVEN L.M. & HENSTRA S. (1972) - Morphology of some rostrum receptors in *Dysdercus* spp. *Neth. J. Zool.*, 22, 3, 343-346.
- SENFT J. (1967) - Effects of some inhibitors on the temperature-dependent component of resting potential in Lobster axon. *J. Gen. Physiol.*, 50, 1835-1848.
- SHAW S.R. (1972) - Decremental conduction of the visual signal in Barnacle lateral eye. *J. Physiol.*, 220, 145-175.
- SHEA S., SIGAFOOS D. & SCOTT D. (1968) - The effect of calcium and potassium on the thermal excitability of a model thermoreceptor. *Comp. Biochem. Physiol.*, 28, 701-708.
- SKINNER W.A., TONG H., PEARSON T., STRAUSS W. & MAIBACH H. (1965) - Human sweat components attractive to mosquitoes. *Nature*, 207, 4997, 661-662.
- SLIFER E.H. (1951) - Some unusual structures in *Locusta migratoria migratorioides* and their probable function as thermoreceptors. *Proc. R. Soc., B*, 138, 414-437.
- SLIFER E.H. (1953) - The pattern of specialized heat sensitive areas on the surface of the body of *Acrididae*. *Trans. Amer. Ent. Soc.*, 79, 37-97.
- SLIFER E.H. (1957) - The specialized heat-sensitive areas of the Moroccan locust, *Dociostaurus maroccanus* and of several closely-related species. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, 50, 496-499.
- SLIFER E.H. (1960) - A rapid and sensitive method for identifying permeable areas in the body wall of insects. *Ent. News*, 71, 179-182.
- SLIFER E.H. (1971) - Pores in the thin-walled chemoreceptors of the grasshopper. *Acrida*, 1, 1-5.
- SLIFER E.H. & SEKHON S.S. (1961) - Fine structure of the sense organs on the antennal flagellum of the honey bee, *Apis mellifica* L. *J. Morph.*, 109, 351-381.
- SMITH J.J.B. & FRIEND W.G. (1970) - Feeding in *Rhodnius prolixus* : Responses to artificial diets as revealed by changes in electrical resistance. *J. Insect Physiol.*, 16, 1709-1720.
- SMOLA U. (1970) - Receptor und Aktionspotentiale der Sinneshaare auf den Kopf der Wanderheuschrecke (*Locusta migratoria*). *Z. vergl. Physiol.*, 70, 335-348.
- SNODGRASS R.E. (1935) - Principles of insect morphology.
- SPATH M. (1967) - Die Wirkung der Temperatur auf die Mechanoreceptoren des Knochenfisches *Leuciscus rutilus* L. Ein Beitrag zur Thermoreception. *Z. vergl. Physiol.*, 56, 431-462.
- STANGE G. & DIESENDORF M. (1973) - The response of the Honeybee antennal CO₂ receptors to N₂O and Xe. *J. Comp. Physiol.*, 86, 2, 139-158.

- STEWART C.C. & ATWOOD C.F. (1963) - The sensory organs of the mosquito antenna. *Can. J. Zool.*, 41, 577-594.
- STEINBRECHT R.A. (1969) - Comparative morphology of olfactory receptors. III Int. Symp. "Olfaction and taste". Pfaffmann C. edit., Rockefeller Univ. Press, New-York, p. 3-21.
- STEINBRECHT R.A. (1973) - Der Feinbau Olfaktorischer Sensillen des Seidenspinners (*Insecta, Lepidoptera*) Receptorfortsätze und Reizleitender Apparat. *Z. Zellforsch.*, 139, 533-565.
- TERASHIMA S.I., GORIS R.C. & KATSUKI Y. (1967) - Generator potential of the infrared receptor of Crotaline snakes. *Proc. Japan. Acad.*, 43, 684-687.
- THORSTEINSON A.J. (1960) - Host selection in phytophagous insects. *Ann. Rev. Ent.*, 5, 193-218.
- THURM U. (1962) - Die Beziehungen Zwischen Reiz, Rezeptorpotential und Nerveimpulsen bei einzelnen mechanorezeptorischen Zellen von Bienen. Inauguraldiss. zur Erlangung der Doktorwürde, Würzburg.
- THURM U. (1963) - Die Beziehungen Zwischen Mechanischen Reizgrößen und Stationären Erregungszuständen bei Borstenfeld Sensillen von Bienen. *Z. vergl. Physiol.*, 46, 351-382.
- THURM U. (1965) - An insect mechanoreceptor. *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol.*, 30, 75-82.
- THURM U. (1970a) - On the functional organisation of sensory epithelia. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.*, 64, 79-88.
- THURM U. (1970b) - General organization of sensory receptors. *Rendiconti della Scuola Int. di fisica "E. Fermi"*, 43, 44-68.
- TOYODA J.I., NOSAKI H. & TOMITA T. (1969) - Light induced resistance changes in single photoreceptors of *Necturus* and Gekko. *Vision Res.*, 9, 453-463.
- UEHARA S. & MORITA H. (1972) - The effects of temperature on the labellar chemoreceptors of the blowfly. *J. Gen. Physiol.*, 59, 213-226.
- USINGER R.L., WYGODZINSKY P. & RYCKMAN R.E. (1966) - The biosystematics of *Triatominae*. *Ann. Rev. Ent.*, II, 309-330.
- VAN DER KLOOT W.G. (1960) - Neurosecretion in insects. *Ann. Rev. Ent.*, 5, 35-52.
- VAN DER KLOOT W.G. (1961) - Insect metamorphosis and its endocrine control. *Am. Zool.*, 1, 3-9.
- VARESCHI E. (1971) - Duftunterscheidung bei Honigbiene Einzelzell-Ableitungen und Verhaltensreaktionen. *Z. vergl. Physiol.*, 75, 143-173.
- VOLKONSKY M. (1939) - Sur la photo-akinese des Acridiens. *Arch. Inst. Pasteur, Alger*, 17, 194-220.

- VON FRISCH K. (1919) - Zur alten Frage nach dem Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. *Verh. Zool. Bot. Ges., Wien*, 69, 17-26.
- WALDOW U. (1970) - Elektrophysiologische Untersuchungen an Feuchteretrocken und Kalterzeptoren auf der Antenne der Wanderheuschrecke. *Z. vergl. Physiol.*, 69, 249-283.
- WEIR J.S. (1957) - Preliminary investigation of thermoreception on the thin regions of the cuticle of *Locusta migratoria migratorioides*. Anti-Locust Res. Cent., Lond., Unpublished Report (Att. 24989), cité par Makings p. 1964.
- WIESINGER D. (1955) - Die Bedeutung der Umweltfactoren für den Saugakt von *Triatoma infestans*. *Acta tropica*, 13, 97-141.
- WIGGLESWORTH V.B. (1941) - The sensory physiology of the human louse *Pediculus humanis corporis* de Geer (*Anoplura*). *Parasit.*, 33, 67-109.
- WIGGLESWORTH V.G. (1956) - Formation and involution of striated muscle fibres during the growth and moulting cycles of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. micr. Sci.*, 97, 465-480.
- WIGGLESWORTH V.B. & GILLET J.D. (1934) - The function of the antennae in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera) and the mechanism of orientation to the host, and confirmatory experiments. *J. Exp. Biol.*, 11, 120-139, 408-410.
- WILLIAMS L.H. (1954) - The feeding habits and food preferences of *Acrididae* and the factors which determine them. *Trans. R. Ent. Soc., Lond.*, 105, 423-454.
- WINSTON P.W. & GREEN C.C. (1967) - Humidity responses from antennae of the cockroach *Leucophaea maderae*. *Naturwissenschaften*, 54, 499.
- WOLBARSH M.L. (1960) - Electrical characteristics of insect mechanoreceptors. *J. Gen. Physiol.*, 44, 105-122.
- WOLBARSH M.L. & DETHIER V.G. (1958) - Electrical activity in the chemoreceptors of the blowfly. I - Responses to chemical and mechanical stimulation. *J. Gen. Physiol.*, 42, 393-412.
- WOLBARSH M.L. & HANSON F.E. (1965) - Electrical activity in the chemoreceptors of the blowfly. III - Dendritic action potentials. *J. Gen. Physiol.*, 48, 673-683.
- YAMADA M. (1968) - Extracellular recording from single neurones in the olfactory centre of the cockroach. *Nature*, 217, 778-779.
- YAMADA M. (1971) - A search for odour encoding in the olfactory lobe. *J. Physiol.*, 214, 1, 127-143.
- YAMADA M. (1971) - The dendritic action potentials in an olfactory hair of the fruit-piercing moth *Oraesia excavata*. *J. Insect Physiol.*, 17, 169-179.
- YAMASAKI T. & NARAHASHI T. (1959) - The effects of potassium and sodium ions on the resting and action potentials of the cockroach giant axon. *J. Insect Physiol.*, 3, 146-158.
- ZOTTERMAN Y. (1953) - Thermal receptors. *Ann. Rev. Physiol.*, 15, 357-372.

VU :
Le Président de la Thèse

G. RICHARD

VU :
Le Directeur de Thèse

J. BOISTEL
p/o P. RAZET

VU et APPROUVE
RENNES, le 9 juillet 1974
Le Directeur de l'UER
"Sciences Biologiques"

P. RAZET

VU et APPROUVE

RENNES, le 9 juillet 1974

Le Directeur de l'U.E.R. "Sciences du Comportement
et de l'Environnement"

G. RICHARD

VU et PERMIS D'IMPRIMER N° 148 A

RENNES, le 3 Septembre 1974

P/ Le Président de l'Université de RENNES,
le Vice-Médecin,

R. DABARD

